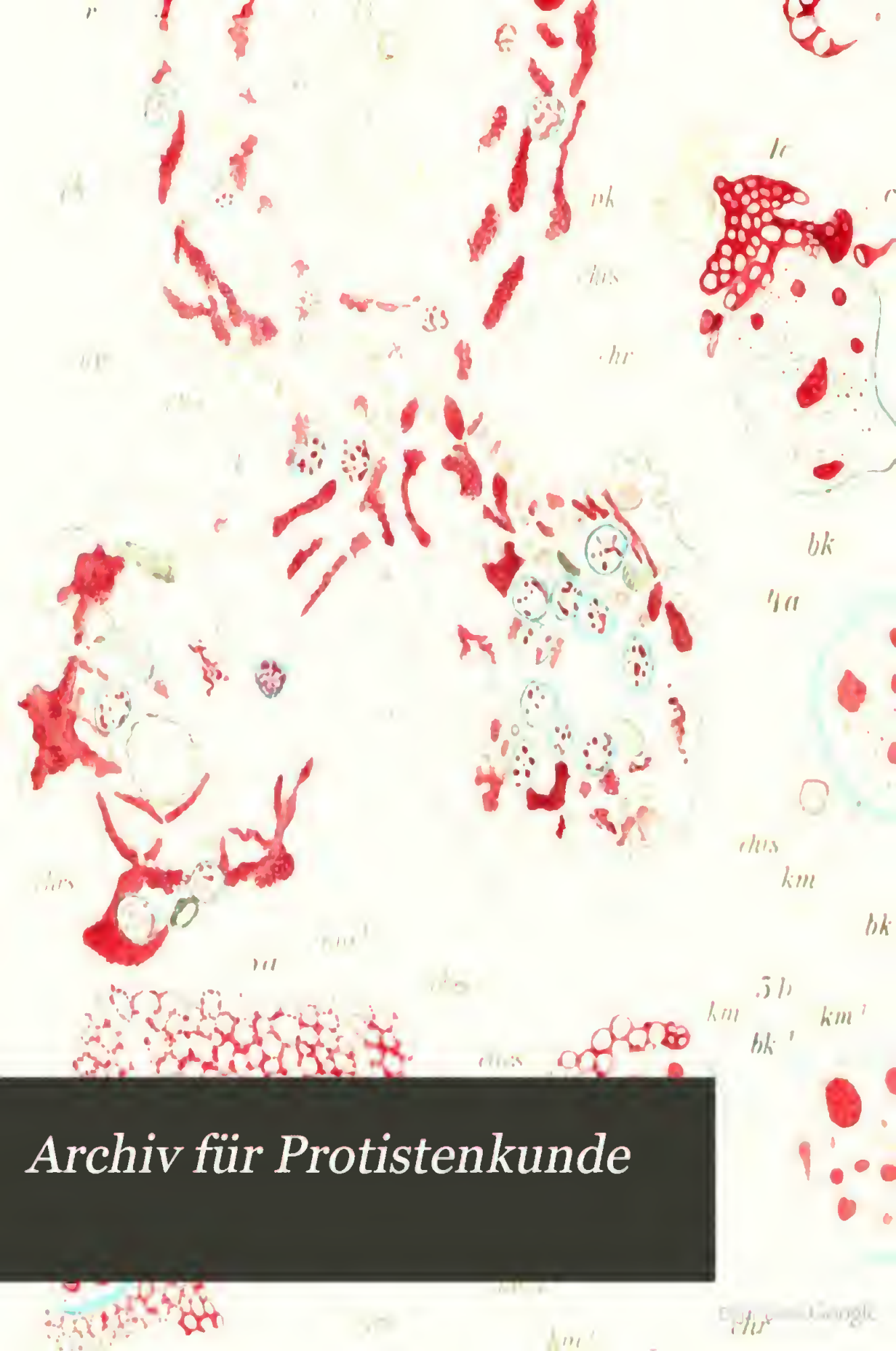


Archiv für Protistenkunde

Digitized by Google

UNIVERSITY OF CALIFORNIA SAN DIEGO
3 1822 00924 2009

QH
1
A685

SCHWEIZERISCHE TITULATION
BIBLIOTHEK DER LARCH

Archiv

für

Protistenkunde.

Herausgegeben

von

Fritz Schaudinn
Halensee bei Berlin.

Vierter Band.

Mit 14 Tafeln und 66 Figuren im Text.

4844

JENA.
Verlag von Gustav Fischer.
1904.

Digitized by Google

LIBRARY
SCRIPPS INSTITUTION
OF OCEANOGRAPHY
UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LA JOLLA, CALIFORNIA

Alle Rechte vorbehalten.

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

Seite

Stempell, W., Über Nosema anomalum Monz. (Mit Tafel I—III) 1

Cohn, Ludwig, Zwei parasitische Infusorien aus Discoglossus pictus. (Mit Tafel IV) 43

Paehler, Franz, Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von Gregarina ovata. (Mit Tafel V u. VI und 1 Textfigur) 64

Lühe, M., Bau und Entwicklung der Gregarinen. I. Teil: Die Sporozoiten, die Wachstumsperiode und die ausgebildeten Gregarinen. (Mit 31 Textfiguren) 88

Zweites Heft.

Hamburger, Clara, Die Konjugation von Paramaecium bursaria Focke. (Mit Tafel VII—IX und 2 Textfiguren) 199

Zuelzer, Margarete, Beiträge zur Kenntnis von Difflugia areolata Carter. (Mit Tafel X—XII und 2 Textfiguren) 240

Penard, Eugène, Etude sur la Chlamydomyxa montana. (Mit 19 Textfiguren) 296

Drittes Heft.

Léger, L. et O. Duboscq, Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal des Trachéates. (Mit Tafel XIII u. XIV und 11 Textfiguren) 335

Küster, Ernst, Ciliaten in Valoniazellen 384

Literaturliste 391

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über Nosema anomalum Monz.

Von

Dr. W. Stempell,

Privatdozent in Greifswald.

(Hierzu Tafel I—III.)

Einleitung.

Die von mir an Thélohania mülleri (L. Pfr.) (1901 u. 1902) angestellten Untersuchungen hatten ergeben, daß die Entwicklung dieser Mikrosporidie innerhalb des Wirtes an zwei ganz verschiedene Formen geknüpft ist, von denen die eine, von mir als Meronten bezeichnete, die Vermehrung der Parasiten innerhalb des Wirtes besorgt, während die andere, die der Sporonten, die Neuinfektion anderer Wirtstiere ermöglicht.

Es lag nun nahe, zu untersuchen, ob nicht auch bei der Gattung Nosema, welche in vieler Hinsicht von Thélohania abweicht, ein ähnlicher Dimorphismus vorkommt. Diese und mancherlei andere ungelöste Fragen bestimmten mich, eine Spezies der Gattung Nosema genauer zu untersuchen. Nach mehreren vergeblichen Versuchen, brauchbares Material der typischen Spezies Nosema bombycis Naegeli zu erhalten, entschied ich mich für Nosema anomalum Monz., da mir hiervon leidlich genügendes Material in der Umgebung von Greifswald zu Gebote stand. Die überraschenden Ergebnisse dieser Untersuchung, über welche ich bereits in einer vorläufigen Mitteilung (1904 S. 293—295) kurz berichtet habe, zeigen, daß die genannte Spezies einen viel komplizierteren Entwicklungsgang durchmacht, als Thélohan (1898) annahm. Diese Ergebnisse besitzen auch im übrigen genügend allgemein zytologisches Interesse,

um ihre Veröffentlichung trotz der vielen Lücken, die sie noch aufweisen, gerechtfertigt erscheinen zu lassen.

Hinsichtlich der Nomenklatur der vorliegenden Spezies verweise ich auf Labbé (1899 S. 105[1]); die übrige in Betracht kommende, recht spärliche Literatur wird im Laufe der speziellen Darstellung besprochen werden.

Material und Untersuchungsmethoden.

Das Material wurde ausschließlich in der Umgebung von Greifswald gesammelt. Aus einem sich bei Eldena i. P. in den Greifswalder Bodden ergießenden Graben erhielt ich eine kleine Anzahl von Gasterosteus aculeatus L., welche zum Teil ziemlich reichlich mit Hautzysten von Nosema anomalum besetzt waren. Einzelne Stichlinge waren auch noch an anderen Organen infiziert. So wies das in Fig. 10 dargestellte Exemplar etwa 30 große und außerdem viele kleine Zysten auf, welche hier nicht nur im Unterhautbindegewebe, sondern auch am Ovarium, Peritoneum und Darmkanal saßen. Leider war dieses schon vor mehreren Jahren gefangene Exemplar nur ungenügend, nämlich mit 4proz. Formollösung konserviert; doch hat es mir trotzdem gute Dienste geleistet. Außer den von mir selbst gefangenen Stichlingen erhielt ich durch freundliche Vermittlung der Herren Professor Dr. G. W. Müller und cand. zool. A. Thienemann einige große Zysten, welche am Darm von Gasterosteus aculeatus gesessen hatten und ebenfalls aus Eldena stammten, sowie einige kleine, in der Haut von Gobius minutus L. (gefangen im Greifswalder Bodden im Juni bei Wampen) sitzende Zysten. Endlich war der Assistent am hiesigen zoologischen Institut, Herr Dr. L. Cohn, so liebenswürdig, mir einige von ihm gefundene, zum Teil mit Nosema anomalum infizierte Ovarialeier von Gasterosteus aculeatus zu überlassen. Den genannten Herren spreche ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus.

Vier der mitgeteilten Hauptfälle (Hautzysten, Darmzysten, Ovarialeierinfektion von Gasterosteus aculeatus und Hautzysten von Gobius minutus) wiesen nun bei der Untersuchung so viele Verschiedenheiten auf, daß ich zunächst im Zweifel darüber war, ob die Parasiten dieser Fälle überhaupt zu einer und derselben Art ge-

[1]) Leider sind die Labbé'schen Zitate nicht ganz genau; so muß es bei 1892 G. microspora, Thélohan in: Bull. Soc. philom. ser. 8 v. 4 heißen: p. 165 u. 174 (nicht 155!).

hörten, erst die nähere Untersuchung des erwähnten sehr stark infizierten Stichlings erlaubte, alle diese verschiedenen Formen als Entwicklungsstadien ein und derselben Spezies zu erkennen. Immerhin bleiben zwischen den in verschiedenen Wirten gefundenen Parasitenformen noch einzelne Unterschiede bestehen, welche zum Teil vielleicht auf Rechnung der verschiedenen Konservierungsmethoden zu schieben sind, zum Teil aber auch sicherlich auf der Verschiedenheit der Lebensbedingungen beruhen und nicht gut unerwähnt bleiben können. Aus diesem Grunde werde ich in der nachfolgenden Darstellung die genannten 5 Hauptfälle gesondert beschreiben und erst am Schluß eine kurze, alles Wichtige zusammenfassende Übersicht geben.

Die angewandten Untersuchungsmethoden waren im wesentlichen dieselben, die ich in meiner Arbeit über Thelohania mülleri (1902 S. 236–241) angegeben habe.[1]) Ich bemerke nur folgendes dazu. Da Nosema anomalum meist große, einheitliche Protoplasmakörper bildet, welche sich nicht gut in toto lebend bei starker Vergrößerung untersuchen lassen, so mußte ich mich am lebenden Material auf die Herstellung von Zupf- und Quetschpräparaten beschränken, welche meistens nur Form und Größe der reifen Sporen festzustellen erlaubten, zumal mir das Material leider nicht in genügender Menge zu Gebote stand, um zahlreiche Präparate anzufertigen. Um den riesigen Polfaden der Sporen vollständig zum Austritt zu bringen, empfiehlt es sich, die Sporen nach Zusatz der Jodtinktur (cf. meine Arbeit über Th. mülleri 1902 S. 255) etwa 24 Stunden in der feuchten Kammer liegen zu lassen. Die Mehrzahl der übrigen Feststellungen mußte an Material gemacht werden, das mit heißem Sublimat-Alkohol konserviert worden war, und zwar wurden die Sporen und sonstigen isolierten Formen hauptsächlich an Deckglas-Ausstrichpräparaten, alles übrige an 2–3 μ dicken Schnitten studiert. Da die Sporen von Nosema anomalum sich noch viel schwerer färben und differenzieren lassen, als diejenigen von Th. mülleri, so wurde bei Deckglas-Ausstrichpräparaten wie bei Schnitten zunächst eine starke Überfärbung mit Delafield'schen Hämatoxylin vorgenommen, darauf lange mit Salzsäure-Alkohol differenziert und schließlich Ammoniak-Alkohol (1 proz.) angewendet. Die Romanowsky-Ziemann'sche Kernfärbungsmethode, welche sowohl

[1]) Ich benutze diese Gelegenheit, um einen dort leider stehen gebliebenen Druckfehler zu berichtigen. Auf S. 239, zweite Zeile von unten muß es statt „einer 1 proz. wässrigen Lösung von Eosin“ heißen: „einer 0,1 proz. wässrigen Lösung von Eosin“.

in ihrer ursprünglichen Form wie auch in einigen neueren Modifikationen (besonders der von Giemsa 1902a S. 429, 430, 1902b S. 307—313 angegebenen) zur Anwendung kam, liefert auch bei Nosema anomalum eine brillante Färbung der Kernsubstanzen aller möglichen Stadien, nur haftet ihr scheinbar der Übelstand an, daß sich außer den Kernsubstanzen zuweilen noch ganz andere Elemente färben. Es ist daher bei der Beurteilung derartig gefärbter Präparate strengste Kritik vonnöten, eine Kritik, welche dadurch noch besonders erschwert wird, daß bei den vorliegenden Formen — gerade wie ja auch bei vielen anderen Protozoen — oft keine scharfe Definition des Begriffes Kernsubstanzen möglich ist. Um eine recht ausgiebige und universelle Kernfärbung zu erhalten, ist es häufig vorteilhaft, erst mit Hämatoxylin vorzufärben, dann zu differenzieren und endlich mit Eosin-Azur II-Mischung nach Giemsa nachzufärben. Ein sehr gutes Kernfärbemittel für die reifen Sporen gibt auch 1 proz. wässerige Bismarckbraunlösung bei mehrtägiger Anwendung ab. Leider stand mir nicht genügend reichliches Material zur Verfügung, um eventuell differente Kernsubstanzen durch verschiedenartige Konservierung und Färbung darzustellen. Aus demselben Grunde konnten, wie bemerkt, auch keine weitergehenden Studien am lebenden Objekt vorgenommen werden, die sicher manches Zweifelhafte aufgeklärt hätten, und vor allem konnten bisher keine genügend ausgiebigen Infektionsversuche angestellt werden. Alles dies hoffe ich bei Gelegenheit nachzuholen.

Um eine möglichst objektive Darstellung des Gesehenen zu geben, habe ich alle Formen, bei denen es tunlich war, mikrophotographiert. Die übrigen Figuren wurden meist mittels des Abbe'schen Zeichenapparates sämtlich unter Benutzung der Zeiss'schen Apochromat-Ölimmersion (Brennw. 2 mm, num. Apert. 1,30) und des Kompensationsokulars 18 in 2200facher Vergrößerung hergestellt. Es gelangten bei Zeichnungen von Dauerpräparaten im allgemeinen dieselben Farben zur Anwendung, mit denen die Originalpräparate gefärbt waren. Das Schema Fig. 147 ist eine freie Rekonstruktion.

Spezielle Beschreibung.

Das makroskopische Aussehen der durch Nosema anomalum verursachten, weißgefärbten Tumoren, welche zuerst von Gluge (1838 S. 771—782, Fig. 1, 2; 1841 S. 202—204 Fig. 4a—c) beschrieben wurden, ist bereits von so vielen Beobachtern (cf. außer Gluge l. c. Thélohan 1895 S. 318 L. Pfeiffer 1895 S. 43 u. a.)

genauer geschildert worden, daß ich mich begnügen kann, hierfür auf die in Fig. 10 wiedergegebene Abbildung eines stark infizierten Gasterosteus aculeatus hinznweisen. Die kleinen schwarzen Flecke, welche man auf den weißlichen Tumoren sieht, sind die Pigmentzellen des Unterhautbindegewebes, welche sich bei Hautzysten häufig in der bindegewebigen Umhüllnng der Parasitenmassen finden. Ich wende mich nunmehr der speziellen Besprechung der einzelnen Fälle zu.

Fall 1. Parasiten der Haut von Gobius minutus L.

(Fig. 1, 2, 12—29.)

Im Unterhautbindegewebe eines Gobius minutus L., der Spezies, bei welcher auch Hennegny einmal Nosema anomalum gefunden hat (1888 S. 170), saßen an einer Stelle dicht an einander gelagert zwei größere, etwa 0,7 mm im Durchmesser messende und außerdem drei kleinere, etwa 0,1 mm große Zysten.

Jede dieser Zysten zeigt bereits eine von der Parasitenmasse ausgeschiedene Eigenzyste (Fig. 1, 2 *cy*), welche außen von einer durch den Wirtskörper gebildeten, sicher bindegewebigen Hülle bedeckt ist (Fig. 1, 2 *wcy*). Die Substanz der von der Parasitenmasse ausgeschiedenen, bei den größeren Exemplaren 2—3 μ dicken Eigenzyste, welche bereits Thélohan gesehen und als Ektoplasma gedeutet hat (1895 S. 214, 215, Fig. 138e, 139e), färbt sich mit Hämatoxylin und der Giemsa'schen Mischung meistens stark dunkelblau oder violett und läßt eine zur Oberfläche der Zyste parallele Schichtung recht deutlich erkennen (Fig. 21—23 *cy*). Kerne fehlen in ihr vollkommen; es dürfte also schon aus diesem Grunde über ihre Natnr als Ausscheidungsprodukt des Parasitenkörpers kein Zweifel bestehen. Dazu kommt noch, daß mannigfache Mißbildungen und anormale Ablagerungsweisen der Zystensubstanz ihre Herkunft deutlich demonstrieren. Man findet nämlich einmal an vielen Stellen Fortsätze der peripheren Zystensubstanz (Fig. 1, 2, 23 *cy m*), welche sich oft weit in das direkt unter ihr liegende Protoplasma des Parasiten hinein erstrecken und hier mehr oder minder unregelmäßig gestaltete, oft konzentrisch geschichtete Massen bilden (Fig. 1 *cy m*).[1]) Wenn dieselben sehr groß werden, so bemerkt man in dem umgebenden Protoplasma oft große, blasige Hohlräume (cf. Fig. 1 *cy m*).

[1]) Ähnliche Mißbildungen der Zystensubstanz scheinen auch bei manchen phänozysten Myxosporidien vorzukommen (cf. darüber Thélohan 1895 S. 237 und Cohn 1896 S. 262 Fig. 26. 27).

Znr Zystensubstanz gehören auch die Haufen kleinerer, rundlicher, zuweilen konzentrisch geschichteter, blasiger Körperchen, welche sich stellenweise mitten im Protoplasma finden und bei flüchtiger Betrachtung wie Kerne aussehen (Fig. 12). Endlich findet man Lamellen von Zystensubstanz, welche der eigentlichen äußeren Hauptzyste parallel verlaufen, zuweilen inmitten der Parasitenmasse, so daß die letztere mehr oder minder vollständig in eine zentrale nnd eine periphere Portion geschieden wird. Wie weit die mannigfachen Mißbildungen der Zystensubstanz bei Nosema anomalum gehen können, werden wir noch bei Besprechung der anderen Fälle sehen. Der von Thélohan (l. c.) geäußerten Ansicht, daß die Eigenzyste dem Ektoplasma entspreche, möchte ich mich nicht unbedingt anschließen, zumal die Zystensubstanz in ihrer starken Färbbarkeit mit Kernfärbemitteln und ihrer geschichteten Struktur ganz andere Eigenschaften aufweist, als man sie von einer ektoplasmatischen Substanz erwarten dürfte. Allerdings fehlt in der äußeren Schicht des eigentlichen Protoplasmas jede Spur einer ektoplasmatischen Differenzierung; aber müssen denn derartige enzystierte Protoplasmakörper überhaupt eine ektoplasmatische Außenschicht besitzen?

Das Protoplasma füllt nur bei den kleineren Zysten den größten Teil des Innenraumes aus. Bei der einen der beiden größeren Zysten ist es bereits in der Hauptsache auf einen protoplasmatischen Wandbelag beschränkt (Fig. 1 *p w*, 2, 21—23), von welchem allerdings noch zahlreiche, oft verästelte Stränge ausgehen, die einen mittleren, im übrigen von Sporen erfüllten Hohlraum durchziehen. An einzelnen Stellen bilden diese Protoplasmastränge durch Zusammenfließen Knotenpunkte, in denen dann häufig die schon erwähnten, größeren Ansammlungen von unregelmäßig geformter Zystensubstanz gelegen sind (Fig. 1). Bei der zweiten, größeren, in der Haut von Gobius minutus gefundenen Zyste ist das Protoplasma im wesentlichen auf geringe wandständige Reste reduziert, nnd der größte Teil der Zyste von reifen Sporen erfüllt. Die feinere Struktur des überall ziemlich gleichförmigen Protoplasmas ist deutlich wabig oder spongiös (Fig. 2, 12, 14, 21—23); an Einschlüssen enthält es außer den schon besprochenen Zystensubstanzmassen noch Kerne und Sporonten auf verschiedenen Entwicklungsstadien.

Was zunächst die Kerne anbelangt, welche ich zum Unterschied von den Kernen der Sporonten als vegetative Kerne bezeichnen will, so zeigen dieselben in den verschiedenen Zysten ein recht verschiedenes Aussehen. In der einen kleineren, etwa 120 μ im Durch-

messer messenden Zyste finden sich kleine, etwa 3 μ große, runde Kerne, welche eine Kernmembran und ein relativ kompaktes Chromatingerüst erkennen lassen (Fig. 13). Im Protoplasma einer anderen, daneben liegenden, nur sehr wenig größeren Zyste dagegen liegen außer vereinzelten derartigen Kernen noch andere, größere und ganz große, 10 μ und mehr im Durchmesser messende Kerne, welche sich von den kleinen Kernen auch noch durch eine größere Auflockerung der färbbaren Kernbestandteile unterscheiden (Fig. 14). Letztere sind teils an der Kernmembran, teils an einem im Innern der Kerne ausgespannten, grobmaschigen Netzwerk von Fäden angeordnet, teils bilden sie auch im Zentrum der Kerne eine größere, kompakte Masse (Fig. 14). Derartige kollossale Kerne finden sich nun in der einen kleineren und der einen großen Zyste ausschließlich; sie sind wohl jedenfalls durch allmähliche Flüssigkeitsaufnahme aus den kleinen, kompakteren Kernen direkt hervorgegangen (vgl. die drei verschiedene Stadien dieser Umwandlung zeigende Fig. 14). Sie heben sich durch ihre hellere Grundfärbung sehr scharf von dem Protoplasma ab, und es ist schwer zu verstehen, daß sie noch keiner der zahlreichen Untersucher von Nosema anomalum gesehen zu haben scheint [1]). Diese vegetativen Kerne zeigen besonders in der großen

[1]) Korotneff (1892) hat im Protoplasma der von ihm unter dem Namen Myxosporidium bryozoïdes beschriebenen Mikrosporidie große, bläschenförmige, sich unregelmäßig teilende Kerne gefunden, welche — nach den Abbildungen Korotneff's zu schließen — vollkommen mit den oben geschilderten vegetativen Kernen von Nosema anomalum übereinstimmen und auch das mit ihnen gemeinsam haben, daß sie nach Beendigung der Sporenbildung zugrunde gehen. Man darf wohl daraus schließen, daß Korotneff hier ganz analoge Gebilde vor sich gehabt hat. Nach Korotneff sollen sie direkt aus dem Kern des von dem Parasiten befallenen Spermatoblasten der Alcyonella fungosa hervorgehen. Um die Tatsache zu erklären, daß sie zusammen mit den von ihm als Parasitenkerne aufgefaßten Gebilden in einer einheitlichen Protoplasmamasse liegen, nimmt Korotneff an, daß die Protoplasmamassen des Parasiten und der Wirtszelle sich schon beim Eindringen des ersteren vollkommen mischen. Eine derartige Annahme scheint mir indessen mit unseren sonstigen Vorstellungen über das lebende Protoplasma vollkommen unvereinbar (cf. auch Braun 1893 S. 97). Aus diesem Grunde schon möchte ich an der oben vertretenen Auffassung, daß die vegetativen Kerne ausschließlich dem Parasitenkörper angehören und nicht etwa hypertrophierte Kerne des Wirtskörpers sind, festhalten. Allerdings sind wir ja gewöhnt, die Mikrosporidien als Zellschmarotzer aufzufassen, und man könnte, falls die großen Kerne hypertrophierte Kerne des Wirtskörpers wären, die ganze Nosemazyste als eine riesig hypertrophierte Wirtszelle ansprechen, aber gegen eine derartige Auffassung spricht außer der Einheitlichkeit des Protoplasmas und der nahen Beziehung, in der jene Kerne augenscheinlich zur Sporontenbildung stehen, sowohl das Aussehen der bei Fall 3 noch zu beschreibenden jungen Stadien, als auch das Vorhandensein zweier verschiedenartiger Hüllbildungen.

Zyste eine starke Neigung, sich in die Länge zu ziehen und sich nach dem Typus der direkten Kernteilung zu teilen (Fig. 2, 21—23, *k*). Als Produkte dieser Teilungen, welche besonders an Stellen lebhafter Sporontenbildung häufig stattfinden, erscheinen kleinere, oft nur 2 μ messende, den größeren Kernen vollständig gleich gebaute Kerne von kugeliger Gestalt im Protoplasma. In sehr vielen Fällen bleiben die Teilungen der großen Kerne unvollständig, und es entstehen lange, oft rosenkranzförmige und verzweigte Gebilde, welche die wandständige Protoplasmamasse besonders an der dem Lumen zugewandten Seite, sowie die das Lumen durchsetzenden Stränge erfüllen (Fig. 2, 21—23 *k*). Häufig sieht man an solchen Stellen, wo eine schnelle Vermehrung der großen Kerne stattgefunden hat, diese bis an die innere das Zystenlumen begrenzende Oberfläche des Protoplasmas heranrücken und sogar stellenweise mit ihren Enden in das Lumen hineinragen (Fig 2 *k*). Direkt durch Teilung, resp. Knospung entstehen jedenfalls auch aus den vegetativen Kernen die Kerne der Sporonten. Ehe wir aber deren Bildung und Weiterentwicklung genauer verfolgen, wollen wir noch einen Blick auf die sehr interessanten Vorgänge werfen, welche sich an den vegetativen Kernen nach dem Heranwachsen der Zyste bez. nach Beendigung der Sporenbildung abspielen. Diese Vorgänge bestehen im wesentlichen in einem Zerfall der vegetativen Kerne. Die verschiedenen Stadien dieses Zerfalls finden sich schon an einzelnen — wenn auch wenigen — Stellen derselben großen Zyste, welche im übrigen noch zahlreiche intakte vegetative Kerne enthält, und zwar scheinen diese Stellen solche zu sein, an denen infolge sehr starker Sporenbildung ein Mißverhältnis zwischen dem verbleibenden Protoplasma und der vegetativen Kernsubstanz eingetreten ist. Man bemerkt hier dicht neben ganz normalen vegetativen Kernen andere, deren chromatische Substanz bei der Doppelfärbung mit Hämatoxylin und dem Giemsa'schen Gemisch nicht eine schwarzblaue Färbung wie in den normalen Kernen angenommen hat, sondern eine mehr schmutzig violettbräunliche Färbung und verschwommene Konturen zeigt (Fig. 24, 25, 26). Es ist vollkommen ausgeschlossen, daß diese Unterschiede auf schlechter Konservierung der betreffenden Elemente beruhen, da, wie schon bemerkt, häufig dicht neben derartigen Kernen und sie beinahe berührend ganz normale, tadellos konservierte vegetative Kerne liegen. Daß wir es hier tatsächlich mit spontanen Veränderungen der normalen Kerne zu tun haben, zeigt ferner aufs deutlichste der in Fig. 24 dargestellte Fall, wo nur die eine Hälfte eines vegetativen Kerns die

besprochenen Veränderungen zeigt, während die andere Hälfte, abgesehen von einer schwachen Verfärbung, noch vollkommen intakt ist. Hand in Hand mit dem Diffuserwerden der chromatischen Kernbestandteile, das wohl nichts anderes als eine äußerst feine Verteilung oder gar eine wirkliche Anflösung derselben bedeutet, geht ein Verschwinden der Lininfäden des Kerninhaltes, und schließlich erfolgt ein Zerfall der ganzen Kernmasse, der an multiple Kernteilung oder auch an den Zerfall des Infusorien-Makronukleus nach der Konjugation erinnert (Fig. 26—28). Die Teilstücke, welche den in neuerer Zeit bei verschiedenen Protozoen beschriebenen Chromidien[1]) entsprechen dürften, werden dabei schließlich so klein, daß man sie nicht mehr mit Sicherheit im Protoplasma nachweisen kann (Fig. 28). Es sei noch bemerkt, daß auch das Protoplasma an den betreffenden Stellen häufig ein auffallend großblasiges Aussehen zeigt. Wenn das vegetative Protoplasma zum allergrößten Teil zur Bildung von Sporonten aufgebraucht ist, und wegen der fortdauernd starken Vermehrung der großen vegetativen Kerne endlich überall ein Mißverhältnis zwischen Protoplasma und Kernsubstanz entstehen muß, trifft der Prozeß des Zerfalls sämtliche vegetativen Kerne. Sehr schön zeigt sich das Resultat dieses Vorganges an der zweiten größeren, in der Haut von Gobius gefundenen Zyste. Hier findet man in dem dünnen protoplasmatischen Wandbelag überhaupt keine intakten vegetativen Kerne mehr vor, sondern an ihrer Stelle eine Unmenge kleiner und kleinster Körnchen, welche bei Färbung mit dem Giemsa'schen Gemisch die charakteristische Chromatinfärbung annehmen und vermutlich nichts anderes sind, als die Reste der zerfallenen vegetativen Kerne. Solche Körnchen finden sich übrigens auch stellenweise massenhaft zwischen den das Lumen der Zyste erfüllenden reifen Sporen — eine Tatsache, die ja leicht verständlich ist, wenn man bedenkt, daß die großen vegetativen Kerne ja nicht nur in dem protoplasmatischen Wandbelag sondern auch in den das Zystenlumen auf jüngeren Stadien durchsetzenden Protoplasmasträngen liegen, welche bei fortschreitender Sporenbildung in noch zu erörternder Weise schließlich ganz aufgebraucht werden. Bis hierher ließ sich das Schicksal der vegetativen Kernmasse an dem vorliegenden Material aus der Haut von Gobius verfolgen; ihre unter Umständen eintretenden, weiteren Schicksale sollen bei Besprechung der anderen Fälle dargelegt werden.

Wir wenden uns nun zu der Entstehung der Sporonten und

[1]) Cf. darüber Hertwig (1902) und Schaudinn (1903a u. b).

ihrer Umbildung in Sporen. Die erste Differenzierung der Sporonten ist sehr schwer genau festzustellen. Da wir es bei Nosema anomalum ja mit großen, enzystierten Protoplasmakörpern zu tun haben, so wäre selbst bei Vorhandensein reichlichen Materials eine Untersuchung der Vorgänge am lebenden Objekt aus technischen Gründen so gut wie unmöglich; man ist daher gerade hier vollkommen auf die Kombination der an gefärbten Schnitten gewonnenen Bilder angewiesen — eine Methode, die bei der Erkennung derartiger mehr oder minder plötzlicher Vorgänge leicht im Stiche läßt. Daß die Sporontenkerne direkte Abkömmlinge der vegetativen Kerne sind, dürfte wohl kaum zu bezweifeln sein; es fragt sich nur, ob bei der Umwandlung der letzteren in die ersteren nicht einzelne, spezifische Kernbestandteile ausgestoßen oder aufgelöst werden, oder auch in den vegetativen Kernen zurückbleiben. Etwas derartiges scheint in der Tat der Fall zu sein; denn die Kerne der wenigen einkernigen Sporonten, welche ich auffinden konnte, lassen niemals die massige, vielleicht als Karyosom aufzufassende Anhäufung von chromatischer Substanz erkennen, welche für die vegetativen Kerne so charakteristisch ist. Vielmehr färben sich diese jungen Sporontenkerne sehr schwach, und nur mit Mühe kann man in ihnen ein mit färbbaren Körnchen besetztes Netzwerk erkennen (Fig. 21 *sp*). Wir werden also wohl annehmen dürfen, daß der karyosomartige Körper bei der Bildung der Sporontenkerne ausgestoßen oder aufgelöst wird, resp. in einem Teile des vegetativen Sporontenmutterkerns zurückbleibt. Die Ausstoßung resp. das Zurückbleiben in der vegetativen Kernmasse würde durch den in Fig. 22 dargestellten Fall illustriert, wo ein — hier bereits in Teilstücke zerfallener — Sporont die direkte Fortsetzung eines vegetativen Kernes bildet und wo neben dem Sporonten noch ein kleiner vegetativer Kern mit relativ großem, stark gefärbten Karyosom liegt. Derartige kleine vegetative Kerne mit großem Karyosom finden sich ziemlich häufig im Protoplasma. Andere Bilder sprechen wieder mehr für eine Auflösung, resp. Umgestaltung des Karyosoms. Man hat bei der Betrachtung vieler Stellen den Eindruck, als ob die vegetativen Kerne sich geradezu in Sporonten umwandelten, wobei der karyosomartige Körper und die anderen stark färbbaren Körnchen am Aufbau des Sporontenkerns mehr oder minder direkt beteiligt sind. Die Herkunft des Sporontenplasmas ist dabei schwer zu ermitteln; doch ist ja bei dem jetzigen Stande der Protozenforschung die Auffassung, daß dieses Protoplasma ganz oder teilweise aus Bestandteilen der vegetativen „Kerne" aufgebaut wird, nicht mehr so ohne weiteres von

der Hand zu weisen. Für derartige Vorgänge spricht jedenfalls die Tatsache, daß die Sporonten enthaltenden Hohlräume oft als direkte Fortsetzungen der vegetativen Kerne erscheinen (cf. Fig. 22), und auch die noch zu besprechende Absonderung einer Flüssigkeit wäre dann leicht verständlich. Die Entscheidung dieser Fragen muß künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Wenn der Sporontenkern einmal als solcher gebildet ist, so ist er von einer Protoplasmamasse umgeben, welche sich alsbald durch eine feine Membran gegen das übrige Protoplasma abgrenzt (Fig. 21 *sp*). Am konservierten Material hat sich das Protoplasma der Sporonten immer erheblich von der Hüllmembran zurückgezogen, so daß der Sporont frei in der dadurch entstandenen Höhlung liegt. Ich kann nicht annehmen, daß diese Bilder lediglich auf Schrumpfungserscheinungen beruhen, sondern glaube, daß sie im großen und ganzen dem natürlichen Verhalten entsprechen. Wenigstens ist nur so zu erklären, daß überhaupt ein Hohlraum in der Parasitenmasse gebildet wird. Es läßt sich an den Präparaten leicht feststellen (cf. Fig. 2), daß dieser große, zentrale, schließlich die reifen Sporen aufnehmende Hohlraum dadurch zustande kommt, daß die verschiedenen kleinen, die einzelnen Sporonten und deren Abkömmlinge umgebenden Hohlräume allmählich zusammenfließen und an Stellen lebhafter Sporenbildung bald größere, sporenerfüllte Räume bilden, zwischen denen anfänglich noch die beschriebenen Protoplasmastränge verbleiben, um schließlich gleichfalls zu verschwinden, da auch in ihnen zuletzt kleine Sporonten entstehen (s. u.). Da nun bei den meist hartschaligen, im zentralen Hohlraum liegenden Sporen Schrumpfungserscheinungen so gut wie ausgeschlossen sind, muß also hier tatsächlich der in den Präparaten sichtbare, die Sporen umgebende Hohlraum vorhanden sein. Derselbe ist in der lebenden Zyste von Flüssigkeit erfüllt. Von dem Vorhandensein dieser Flüssigkeit — und damit natürlich auch von dem Vorhandensein eines von der Flüssigkeit erfüllten Hohlraumes — kann man sich überdies leicht überzeugen, wenn man eine frische, von reifen Sporen erfüllte Zyste eröffnet: es zeigt sich dann, daß die hervorquellenden Sporen tatsächlich in einer Flüssigkeit schwimmen. Wir können nach dem oben Gesagten nur annehmen, daß diese Flüssigkeit gleich nach der Bildung der Sporonten und während ihrer Weiterentwicklung aus dem Sporontenplasma ausgeschwitzt wird — eine Annahme, welche noch dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt, daß das Sporontenprotoplasma auch in den fast reifen, schon von einer Eigenhülle umgebenen Sporen noch eine starke Neigung zeigt, sich

zu kondensieren und Flüssigkeit abzugeben. Die Weiterentwicklung der einkernigen Sporonten bietet in ihren Hauptzügen eine große Ähnlichkeit mit der Entwicklung der Sporonten von Thélohania mülleri (cf. meine Arbeit darüber 1902 S. 250 ff.): sie besteht im wesentlichen darin, daß der Sporont durch sukzessive Zweiteilungen in eine Anzahl einkerniger, direkt zu Sporen werdender Teilstücke zerfällt (Fig. 15—20)[1]). Im einzelnen zeigen sich dagegen manche Unterschiede. Zunächst ist die Zahl der aus einem Sporonten hervorgehenden Sporen viel weniger konstant, als bei Th. mülleri, ja der Fall ist nicht allzu selten, daß überhaupt nur eine einzige Spore aus dem Sporonten hervorgeht. Nur so ist die Tatsache zu erklären, daß man sehr häufig mitten im Protoplasma Sporen der verschiedensten Entwicklungsstadien findet (cf. Fig. 21—23). Daß dieselben nicht etwa zufällig während der Manipulation des Schneidens dorthin gelangt sind, beweist recht deutlich der helle Hof, von welchem sie regelmäßig umgeben sind, und welcher nichts anderes ist als die dicke Sporenhülle, die bei frei in Kanadabalsam liegenden Sporen infolge ihres Lichtberechnungsvermögens fast ganz unsichtbar wird. Bei den sukzessiven Zweiteilungen, durch welche immer kleinere Teilstücke aus den Sporonten entstehen, findet zunächst eine typische direkte Kernteilung statt (Fig. 19, 20), und darauf teilt sich das Protoplasma. Die Teilungen sind bei den Sporontenabkömmlingen einer Gruppe im allgemeinen synchron, doch kommen auch Ausnahmen vor, wie der in Fig. 16 dargestellte Fall zeigt, wo die Abkömmlinge eine verschiedene Größe haben. Bleiben die Teilprodukte während der Teilungen in den von einer Membran umgebenen, mit Flüssigkeit erfüllten kleinen intraplasmatischen Höhlungen liegen, so trennen sie sich meist vollkommen von einander, verteilen sich unregelmäßig in dem Hohlraum und besitzen Fortsätze, welche auf eine amöboide Beweglichkeit schließen lassen (Fig. 15, 16, 22). Wenn dagegen an den Bildungsstätten der Sporonten nur noch wenig Protoplasma vorhanden ist, so gelangen die sich teilenden Sporonten in den großen zentralen Hohlraum mitten zwischen die reifen Sporenmassen. In diesem Fall, wo jedenfalls die dünne sie umhüllende Membran leicht zerreißt, nehmen sie kugelige Gestalten an und bleiben aneinander haften (Fig. 17, 18), so daß Bilder entstehen, wie sie bei der Sporenbildung von Th. mülleri die Regel bilden (cf. meine Arbeit 1902 S. 250 ff. Fig. 45—49, 61—70).

[1]) Dieser Vorgang ist bereits von Thélohan (1895 S. 283, 284 Fig. 139, 140) im allgemeinen richtig geschildert worden; nur die Kernteilungen innerhalb der reifenden Spore hat er nicht verfolgt.

Bilden sich endlich Sporonten in dünnen, den zentralen Hohlraum durchsetzenden Protoplasmasträngen, so liegen sie oft in einer Reihe hintereinander (Fig. 29). In diesem Fall, wo also das sämtliche, an der betreffenden Stelle überhaupt vorhandene Protoplasma zur Sporontenbildung verbraucht wird, bemerkt man häufig nicht aufgebrauchte Reste von vegetativen Kernen, welche den Sporontenreihen ankleben und in meinen Präparaten stets blau gefärbt waren (Fig. 29 *k*). Ähnliche Kernreste finden sich auch in dem zentralen Hohlraum freischwimmend oder den Sporontenballen anklebend. Die Anzahl der Teilungen, welche ein Sporont durchmacht, hängt augenscheinlich allein von seiner Größe ab. Wenn die Produkte eine bestimmte Kleinheit (etwa 3—4 μ) erreicht haben, so beginnt ihre Umwandlung in Sporen. Sie nehmen zunächst eine eiförmige Gestalt an (Fig. 22), und darauf beginnt die Abscheidung der dicken Sporenhülle. Die Weiterentwicklung und Reifung der schließlich frei in den zentralen Hohlraum gelangenden Sporen soll erst bei der Besprechung von Fall 4 genauer geschildert werden. Bei den Gobiusparasiten hatten in der die vegetativen Kerne enthaltenden Parasitenmasse nur sehr wenige Sporen ihre volle Reife erlangt. Diese auch in anderen Fällen häufiger beobachtete Tatsache, daß die Sporen einer fast ausgewachsenen Zyste sich zum größten Teil noch nicht am Ende ihrer Entwicklung befinden, zeigt recht deutlich die relative Langsamkeit, mit der diese Entwicklung vor sich geht. Ich habe bereits in meiner Arbeit über Th. mülleri (1902 S. 258) auf diese Eigentümlichkeit der Mikrosporidiensporen aufmerksam gemacht. So waren die etwa 6 μ langen und 2 μ breiten Sporen jener Zyste zum allergrößten Teil noch einkernig und nur wenige Exemplare wiesen 2, 3 oder 4 Kerne auf. Die Sporen der anderen großen Zyste waren meist 4kernig. Meist ließen die Sporen deutlich eine etwas schief am einen Ende der Spore liegende kleinere Vakuole und am entgegengesetzten Ende eine größere Vakuole erkennen (cf. Fig. 21—23). Ebenso wie in allen anderen untersuchten Fällen kommen häufiger abnorm große Sporen und andere Monstrositäten der Sporen vor, welche durch zu frühzeitiges Aufhören der Sporontenteilungen und andere Unregelmäßigkeiten entstehen. Da diese Anomalien den von mir bei Th. mülleri (1902 S. 256, 257, Fig. 91—100) beschriebenen Sporenmonstrositäten äußerst ähnlich sind, so kann ich hier auf eine detaillierte Beschreibung verzichten. Schließlich sei noch bemerkt, daß in den jungen Zysten häufig schon eine lebhafte Sporonten- und Sporenbildung im Gange ist, ehe die kompakten vegetativen Kerne sich durch Flüssigkeitsaufnahme erheblich ver-

größert haben. So befanden sich in einer kleinen (ca. 120 μ großen) Zyste, deren Protoplasma noch ausschließlich kleine kompakte Kerne enthielt, schon zahlreiche Sporonten und Sporen, während eine andere, dicht daneben liegende, nur wenig größere Zyste erst sehr wenige Sporonten und Sporen, dagegen in ihrem sie noch fast ganz erfüllenden Protoplasma sehr zahlreiche, große vegetative Kerne besaß. Im allgemeinen dürften derartige Verschiedenheiten durch Unterschiede der äußeren Existenzverhältnisse bedingt sein.

Fall 2. Parasiten der Haut von Gasterosteus aculeatus L.

(Fig. 130, 131.)

Der Fall, welcher der nachfolgenden Beschreibung zugrunde liegt, betrifft eine ca. 1,5 mm große dicht unter dem Epithel im Unterhautbindegewebe von Gasterosteus aculeatus L. sitzende Zyste, welche zusammen mit einigen kleineren ihr dicht angelagerten einen weit prominierenden Tumor bildete. Da diese Zyste und viele ihr ähnliche in der Haut anderer Stichlinge gefundene sich fast genau so verhalten, wie die aus der Haut von Gobius minutus beschriebenen, so genügt eine kurze Darstellung. Die kleineren Zysten zeigen im wesentlichen genau denselben Bau wie die eine größere Zyste der Gobiusparasiten; die eine derselben enthält indessen nur sehr wenige Sporen auf niederen Entwicklungsstadien. Im Protoplasma liegen sehr zahlreiche große vegetative Kerne von genau demselben Aussehen wie bei den Gobiusparasiten. Die größte Zyste enthält einen nur sehr geringfügigen protoplasmatischen Wandbelag, in dem sich noch an vereinzelten Stellen große vegetative Kerne finden; der Zystenhohlraum ist von reifen Sporen erfüllt. Hier und da findet man in den reifen Sporenmassen an gefärbten Schnitten rundliche, hellere Stellen, an denen die Sporen weniger gedrängt liegen; es scheinen hier Protoplasmareste zwischen den Sporen übrig geblieben zu sein. Letztere zeigen eine etwas andere Form als die der Gobiusparasiten. Sie sind im allgemeinen kürzer als diese und besitzen etwas größere Vakuolen an ihren Polen, während das Protoplasma in der Mitte der Spore sehr dicht zusammengedrängt ist (Fig. 130. 131). Meist findet man in diesem Protoplasma 4 Kerne, deren Darstellung gerade an vorliegendem Material durch Doppelfärbung mit Hämatoxylin und dem Giemsaschen Gemisch sehr gut gelang (Fig. 130, 131); doch scheinen auch 2-, 3- und — in wenigen Ausnahmenfällen — 5kernige Sporen vorzukommen. Die Lagerung der Sporenkerne ist nicht so regelmäßig

wie in den meisten anderen Fällen, sondern es herrscht hier große Mannigfaltigkeit. An Sporenquerschnitten konnte festgestellt werden, daß dieselben stets kreisförmig sind. Riesensporen sind auch hier keine Seltenheit. In dem die Eigenzysten der Parasiten umgebenden Bindegewebe des Stichlings liegen häufig große Pigmentzellen.

Fall 3. Parasiten in der Haut, am Ovarium, Peritoneum und Darmkanal von Gasterosteus aculeatus L.

(Fig. 3, 4, 10, 30—34, 139, 140.)

Der vorliegende Fall ist deswegen von ganz besonderem Interesse, weil sich unter den ca. 30 ansehnlichen, bis 3 mm messenden, großen und den vielen kleineren und kleinsten Parasitenmassen die allerverschiedensten Entwicklungsstadien finden, so daß die Untersuchung dieses Falles es ermöglichte, die in Fall 1 und 2 beschriebenen Formen mit den in Fall 4 und 5 noch zu beschreibenden zu einer Entwicklungsreihe zu verbinden. Leider war der betreffende Stichling nur in Formol konserviert, was die Feststellung mancher Einzelheiten sehr erschwerte. Die großen, meist durch gegenseitigen Druck an den Berührungsstellen abgeplatteten Zysten saßen vorzugsweise im Unterhautbindegewebe sowie an den angrenzenden Teilen des Ovariums und Peritoneums, die kleineren und kleinsten zum größten Teil am Darmkanal, zum Teil aber auch zwischen den großen Zysten, wo sie meistens nicht kugelig, sondern unregelmäßig gestaltet waren. In ihrer Gesamtheit bildeten die Zysten gewissermaßen eine Brücke zwischen Darmkanal und Haut und bezeichneten so den Weg, den die Infektion gegangen war. Allerdings könnte man im Zweifel darüber sein, ob die Infektion an der Haut — wie dies Thélohan (1885 S. 139) für möglich hält — oder am Darmkanal ihren Anfang genommen hat, doch dürfte das letztere nach allem, was wir von anderen Mikrosporidien und den phänozysten Myxosporidien wissen, viel wahrscheinlicher sein als das erstere, wenn auch die Tatsache, daß die größeren und älteren Zysten in der Haut saßen, dagegen spricht. Die Annahme, daß die Infektion vom Darm aus erfolgt war, wird besonders noch dadurch wahrscheinlich gemacht, daß viele der allerjüngsten, von mir gefundenen Stadien tief in der Muskulatur des Darmkanals liegen, während andere etwas ältere Zysten aus der Muskulatur herausgerückt und unter die äußere Peritonealhülle des Darmrohres getreten sind, wo sie als kleine weiße Buckel schon makroskopisch bemerkt werden können.

Leider habe ich nicht allzu viel Sicheres über die allerjüngsten Stadien ermitteln können. Es liegt dies daran, daß die Protoplasmamasse derselben bei der Formolkonservierung stark geschrumpft war und sich von der Eigenzyste zurückgezogen hatte. Diese kleinen Protoplasmakörper fallen daher aus dünnen Schnitten meist heraus, und an dicken Schnitten wird ihre genauere Untersuchung unmöglich. Das jüngste Stadium, welches bereits sicher zu Nosema anomalum gehörte, und sich etwas genauer untersuchen ließ, fand ich zwischen einigen größeren Zysten des Haupttumors (Fig. 30). Es ist etwa 22 μ groß und betitzt bereits eine dünne Eigenzyste.[1]) Die in der Zyste liegende, sehr grobwabige Protoplasmamasse ist bei der Konservierung stark geschrumpft; (Fig. 30) sie zeigt noch keine Spur von Sporenbildung, und es lassen sich in ihr nach Färbung mit Hämatoxylin scheinbar homogene, dunkelgefärbte Kugeln nachweisen (Fig. 30), welche jedenfalls die vegetativen Kerne darstellen. Eine deutliche, vom Wirtskörper abgeschiedene bindegewebige Hülle ist noch nicht vorhanden; an der Außenwand der Eigenzyste liegt bei dem in Fig. 30 dargestellten Exemplar gewöhnliches Bindegewebe, bei den kleinen Darmwandparasiten finden sich hier nur wenige Zellen des gewöhnlichen intermuskulären Bindegewebes. In der Darmmuskulatur sieht man zwar zuweilen noch kleinere Exemplare, doch ist man bei der Untersuchung von Schnitten niemals ganz sicher, in einem kleinen intermuskulären Protoplasmakörper wirklich einen ganz jungen Parasiten vor sich zu haben, da die jüngeren noch von keiner Bindegewebshülle umgebenen Parasiten innerhalb der Muskulatur sehr verschiedene, oft langgestreckte Formen annehmen, und man nicht weiß, ob man in dem Schnitt nicht nur ein Stück eines angeschnitten, viel größeren Parasitenkörpers vor sich hat.

Eine deutliche Bindegewebshülle fehlt auch noch den etwas größeren, 80 μ und mehr im Durchmesser messenden Parasitenmassen, die man ziemlich häufig unter dem Peritonealüberzuge des Darmkanals findet. Diese Formen zeigen bereits die Anfänge der Sporenbildung. In ihnen findet man besonders dann, wenn sich bereits ein zentrales, Sporonten und Sporen enthaltendes Lumen ausgebildet hat, in dem protoplasmatischen Wandbelag und den das Lumen durchsetzenden Protoplasmasträngen die schon bei Fall 1 näher beschriebenen, großen vegetativen Kerne. Dieselben liegen auch hier

[1]) Dieselbe färbt sich auch bei den jüngsten Stadien mit dem Giemsa'schen Gemisch lebhaft violettrot und erleichtert sehr die Auffindung derselben.

hauptsächlich in den an das Lumen grenzenden Teilen des Protoplasmas, während der an die Eigenzyste grenzende Abschnitt desselben frei von jeglichen Einschlüssen ist (Fig. 31). Die vegetativen Kerne gleichen im wesentlichen den entsprechenden Gebilden der Gobinsparasiten, doch unterscheiden sie sich von den letzteren dadurch, daß sie meist ein wenig kleiner sind (cf. Fig. 21 bis 23 mit Fig. 31) nnd daß die einzelnen Maschen ihres Kerngerüstes enger erscheinen. Anch finden sich nicht so zahlreiche kleine und kleinste färbbare Körnchen an den Strängen dieses Maschenwerkes wie bei den Gobiusparasiten, sondern die färbbare Snbstanz bildet mehrere größere Massen (cf. Fig. 31). Endlich nehmen die ganzen Kerne oft einen dunkleren Grundton an als das Protoplasma nnd nicht einen helleren wie bei den Gobiusparasiten (cf. Fig. 21—23 mit Fig. 31). Alle diese Unterschiede scheinen mir indessen nicht so wesentlich zn sein, um daranfhin eine besondere Varietät von Nos. anomalum aufzustellen, zumal man nicht wissen kann, wie viel davon auf Rechnnng der verschiedenen Konserviernng und der Färbung zu schieben ist. Sehr häufig zeigen die vegetativen Kerne der kleinen nnd mittleren Zysten die Tendenz, sich unter gleichzeitiger Verschmälerung stark in die Länge zn ziehen und in kleinere Abschnitte zn zerfallen (cf. Fig. 32). In der Sporontenbildung nnd allen übrigen Einzelheiten gleichen die jüngeren Zysten vollkommen den in Fall 1 und 2 beschriebenen Zysten gleicher Größe. Gerade im vorliegenden Fall, wo die vegetativen Kerne durch ihren Habitus und ihr färberisches Verhalten wie vollständige Zellen anssehen, erhält man oft den Eindruck, als ob sie sich direkt in die Sporonten verwandelten. In diesen scheint häufig zunächst nur Kernteilung und erst später Protoplasmateilung einzntreten.

Die Mehrzahl der größeren und ganz großen Zysten gehört demselben Typus an wie die der vegetativen Kerne entbehrenden Zysten der Fälle 1 und 2; man kann bei ihnen in dem relativ schmalen protoplasmatischen Wandbelag innerhalb der oft 7 μ dicken Eigenzyste keine Spur von vegetativen Kernen nachweisen, doch findet sich in diesem Protoplasma nnd seinen zwischen die Sporenmassen eindringenden Ausläufern immer eine Unmenge kleiner und kleinster Körnchen, die sich mit Hämatoxylin lebhaft färben und häufig deutliche Netzwerke bilden. Am dichtesten liegen diese Körnchen gewöhnlich in der unmittelbaren Nähe der Zystenwand (cf. Fig. 33). Sehr häufig sind in den protoplasmatischen Wandbelag außerdem zahlreiche Körnchen eines gelben Pigments eingelagert, welche die kleinen färbbaren Körner verdecken und

48444

deren Nachweis erschweren. Im Innern der Parasitenmasse, oft mitten zwischen den reifen Sporen kommen sehr oft anormale Ablagerungen von Zystensubstanz vor, welche in vielen Fällen kugelige, ganz regelmäßig konzentrisch geschichtete Perlen darstellen (Fig. 3 *cy p*). Zuweilen bildet die Zystensubstanz auch unregelmäßig gestaltete, meist konzentrisch geschichtete Massen von verschiedener Größe, die entweder in der Peripherie der Parasitenmasse verstreut (Fig. 4 *cy m*) oder umgekehrt im Zentrum derselben in großer Menge angehäuft sind. Derartige Zystenmassen schließen zuweilen kleine Protoplasmakörper ein, und wenn sie eine gewisse Größe besitzen, so stellen sie mit ihrem Inhalt geradezu kleine, ganz nach dem Typus normaler junger Parasitenmassen gebaute Tochterzysten dar. Allerdings enthalten selbst die kleinsten von mir gesehenen Formen keine kompakten Kerne, sondern bereits immer große vegetative Kerne in so reichlicher Menge, daß sie fast ganz aus solchen zu bestehen scheinen. Das Vorkommen junger Zysten im Innern alter ist übrigens auch deswegen von Interesse, weil es den unumstößlichen Beweis dafür liefert, daß die Eigenzyste ein ausschließliches Produkt des Parasitenkörpers ist.

Außer den besprochenen, mehr oder minder regelmäßigen Mißbildungen der Zystensubstanz finden sich nun an einigen größeren, reifen Zysten noch andere, welche auf einer Auflösung der Eigenzystensubstanz durch die Parasitenmasse selbst beruhen. Man kann diese Auflösung in ihren verschiedenen Stadien an verschiedenen Zysten leicht studieren: sie besteht im wesentlichen darin, daß die Zystensubstanz in eine bröcklige, mit Hämatoxylin stark färbbare Masse umgewandelt wird, welche sich, wie es scheint, langsam im Protoplasma auflöst (Fig. 3 *cy*). Die dabei entstehenden Körnchenmassen lassen sich nicht gut von den schon erwähnten Massen stark färbbarer Körnchen unterscheiden, welche man — allerdings in relativ viel geringerer Menge — im Protoplasma von Parasiten mit intakter Eigenzyste findet. Man könnte geneigt sein, die letzteren zunächst für die Zerfallsprodukte der vegetativen Kerne anzusprechen, doch darf dies nur mit großem Vorbehalt geschehen, da man ja im einzelnen Fall nicht wissen kann, ob nicht auch bei einer Parasitenmasse mit scheinbar intakter Eigenzyste schon eine teilweise Auflösung derselben stattgefunden hat. Schließlich ist es auch eine offene Frage, ob nicht die Zerfallsprodukte der vegetativen Kerne und diejenigen der Zystensubstanz aus ähnlichen oder sogar denselben Stoffen bestehen, da beide Stoffwechselprodukte des vegetativen Lebens sind. Sicheres dürfte aber

in dieser Hinsicht nicht leicht festzustellen sein. In einer derjenigen Parasitenmassen, welche ihre Eigenzyste verloren haben, finden sich in der Nähe der Peripherie massenhafte, aber noch kompakte und geschichtete, anormale Ablagerungen von Zystensubstanz (Fig. 4 *cy m*); es scheint also, als ob unter Umständeu mit der Auflösung der peripheren Hauptzyste eine besonders starke, anormale Ablagerung von Zystensubstanz Hand in Hand geht. Als Resultat der völligen Zystenauflösung erhalten wir Parasitenmassen, welche direkt an die Bindegewebshülle des Wirtes grenzen. Vorbedingung für das Eintreten der Zystenauflösung ist jedenfalls ein gewisses höheres Alter der Parasitenmasse; wenigstens findet man die verschiedenen Stadien dieses Prozesses immer nur an größeren, niemals an kleineren und offenbar jüngeren Parasitenmassen. Im einzelnen mögen uoch allerlei andere Momente mitspieleu, welche sich der sicheren Beurteilnng entziehen. So fand ich zuweilen mitten zwischen zahlreichen, eine ganz normale Eigenzyste aufweisenden, großen Parasitenmassen eingekeilt eine Parasitenmasse von ganz gleicher Größe, deren Eigenzyste der Auflösung verfallen war (Fig. 3).

Man muß a priori annehmen, das die Auflösung der Eigenzyste, die jedenfalls vom Parasitenprotoplasma ausgeht, auf tiefgreifenden Veränderungen innerhalb desselben beruht — wie ja andererseits anch die Lebens- und Ernährungsbedingungen dieses nach Auflösnng der Zyste in direkte Berührung mit dem Wirtsgewebe tretenden Protoplasmas wesentlich verändert werden. In der Tat scheint uun auch das zu geschehen, was man erwarten muß. Zwar findet man zahlreiche Parasitenmassen, deren Zyste sich im Stadium der Auflösung befindet, und welche im übrigen noch völlig den mit intakter Zyste versehenen zu gleichen scheinen; in anderen dagegen ist das Protoplasma deutlich in zahlreiche kleine, wenn auch noch zusammenliegende Teilstücke zerfallen, in denen man keine Kerne, sondern nur überall zerstreute, kleine färbbare Körnchen nachweisen kann. Endlich kommen einzelne Parasitenmassen vor, in denen die Teilstücke des Protoplasmas dentliche Kerne und häufig Sporen enthalten. Ich schließe aus diesen verschiedenen Vorkommnissen, daß die Protoplasmamasse des Parasiten, welche mit ihrer Eigenzyste ihren Halt und festen Zusammenhang eingebüßt hat, spontan in einzelne Teilstücke zerfällt. In diesen Teilstücken bilden sich darauf nicht nur neue vegetative Kerne, sondern es findet in ihnen auch eine erneute, gewissermaßen sekundäre Sporenbildnng statt. Die feineren Vorgänge bei diesen Rekonstrnktionen lassen sich an dem vorliegenden Material wegen mangelhafter Konservierung leider nicht mit ge-

nügender Sicherheit ermitteln; sie sollen daher an Hand des besser konservierten Materials der Fälle 4 nnd 5 genauer erörtert werden; nur eine interessante Tatsache muß hier noch Erwähnnng finden, welche sich an einigen zystenlosen Parasitenmassen des vorliegenden Materials feststellen ließ. Man sieht — besonders dentlich an einer der untersuchten zystenlosen Parasitenmassen und zwar derselben, in der eine reichliche anormale Abscheidung kompakter Zystensubstanz erfolgt war —, wie die kleinen, nackten, kern- und sporenhaltigen Protoplasmakörper nicht nur im Innern der eigentlichen Parasitenmasse liegen, sondern auch in das umgebende Bindegewebe des Wirtskörpers eingewandert sind und sich hier unter Bildung kugeliger und strangförmiger kleiner Massen zum Teil ziemlich weit von der Hauptparasiteumasse entfernt haben (Fig. 4 *pk*). Wir hätten hier also eine „diffuse Infiltration" im speziell Doflein'schen Sinne (1898 S. 324, 325) vor uns, indem ein intercelluläres Eindringen von Parasiten in die Gewebsmasse des Wirtes stattfindet. Im vorliegenden Fall enthalten die Parasiten-Protoplasmakörper oft sehr reichlich dieselben gelben Pigmentkörnchen (Fig. 34), welche sich auch zuweilen in normalen, enzystierten Parasitenmassen finden (s. o.). Ob diese massenhafte Einwanderung der kleinen Protoplasmakörper in das Wirtsgewebe, die sich vereinzelt auch bei anderen zystenlosen Parasiteumassen nachweisen ließ, als pathologische Erscheinung im Leben von Nosema anomalum aufzufassen ist, oder ob sie den normalen Weg darstellt, auf dem sich die Parasitenzysten im Wirtskörper vermehren,[1]) lasse ich dahingestellt. Für die Annahme, daß eine im Gewebe vorhandene Parasitenmasse der Ausgangspunkt für die Bildung anderer werden kann, spricht jedenfalls der Umstand, daß man fast immer mehrere Parasitenmassen an einer Stelle des Wirtskörpers einander dicht angelagert findet, und zwar liegen einer größeren fast immer mehrere kleinere an (cf. auch Thélohan 1895 S. 318). Es ist ja möglich, daß unter Umständen einmal zystenlose, ausgewanderte Protoplasmakörper wie die oben beschriebenen bei der Vermehrung der Parasitenmassen eine Rolle spielen, aber die Bildung kleiner normaler Zysten in der nächsten Umgebung anderer, noch von Zysten umgebener größerer dürfte wohl im allgemeinen einfach auf unregelmäßige Ablagerungweisen der peripheren Zystensubstanz zurückzuführen sein, die auch außerhalb der Zyste ebensogut zur Entstehung kleiner Tochterzysten führen könnte, wie sie es im Innern der Parasitenmasse tut. In vielen Fällen mögen auch die

[1]) Etwas derartiges nimmt Doflein (1898 S. 338, 339) für N. anomalum an.

kleinen Zysten von derselben Primärinfektion herrühren wie die großen und nur in ihrer Entwicklung zurückgeblieben sein.

Bei solchen Zysten, welche in der Haut liegen, wird die Auflösung der Eigenzyste häufig eine Entleerung der reifen Sporen ins Wasser zur Folge haben, wie sie Thélohan (1892) einmal beobachtet hat. So erleichtert die Zystenauflösung eventuell die Neuinfektion anderer Wirte.

Die reifen Sporen sind in den großen Parasitenmassen meist vierkernig; sie gleichen im wesentlichen den Sporen der unter Fall 4 zu schildernden Parasiten und sollen mit diesen zusammen beschrieben werden. Mißbildungen der Sporen sind auch hier nicht sehr selten.

Fall 4. Große Zysten der Darmwand von Gasterosteus aculeatus L.

(Fig. 5—7, 11, 35—103, 132—134, 141—146.)

Zur Verfügung standen mir zwei etwa 3 mm große Zysten, welche am Darmkanal eines Gasterosteus aculeatus L. gesessen hatten und bereits von demselben losgelöst waren, als sie in meine Hände gelangten. Ich verwandte die eine derselben zur Untersuchung im frischen Zustande und zur Herstellung von gefärbten Deckglasaustrichpräparaten, die andere wurde eingebettet und geschnitten. So weit sich feststellen läßt, befinden sich beide auf demselben Stadium.

Das zum Schneiden verwendete Exemplar ist von einer sehr dicken, bindegewebigen Wirtszyste umhüllt, zeigt dagegen keine Spur von einer Eigenzyste (Fig. 5 u. 11).[1]) Nur an sehr wenigen Stellen der Peripherie finden sich noch bröcklige Massen stark färbbarer Substanz, welche wohl als Reste der aufgelösten Eigenzyste aufzufassen sind (Fig. 5, 11 *cy*). Die Hauptmasse des Inhaltes bilden wie immer bei großen Zysten reife Sporen. Die protoplasmatische Substanz ist keineswegs auf die äußerste Peripherie der Parasitenmasse beschränkt; man findet sie zwar in der Nähe dieser Peripherie, aber doch in einiger Entfernung von ihr. Sie bildet nur an wenigen Stellen größere zusammenhängende Massen, welche kleine, stark färbbare Körnchen enthalten; zum allergrößten Teil ist sie vielmehr in zahlreiche selbständige, sehr verschieden große, doch selten 15 μ

[1]) Parasitenmassen ohne Eigenzyste beschrieben übrigens auch kurz Thélohan (1895 S. 218) bei Glugea punctifera und Hagenmüller (1899 S. 838) bei Nosema Stephani.

überschreitende Körper von unregelmäßiger Gestalt zerfallen. Es sind dies die schon bei der Besprechung des vorigen Falles erwähnten sekundären Protoplasmakörper. Dieselben liegen meist zu größeren Ansammlungen vereinigt (Fig. 6 u. 7). Im konservierten Zustande zeigt ihr Protoplasma eine deutlich wabige Struktur (Fig. 35—48), doch ist eine Differenzierung in Ekto- und Endoplasma nicht nachzuweisen. Immerhin ist es sehr wahrscheinlich, daß die lebenden Protoplasmakörper, die ich leider nicht habe untersuchen können, eine derartige Differenzierung zeigen, da solche an kleinen Protoplasmakörpern anderer Mikrosporidien vorhanden ist (Myxosporidium (= Nosema) bryozoides (Korotneff 1892 S. 593 Fig. 23) und Glugea Marionis (Thélohan 1895 S. 360 Fig. 14).) An einigen Protoplasmakörpern sind deutlich organisierte Kerne noch nicht nachweisbar, sondern es finden sich im Protoplasma verstreut nur zahlreiche, kleine, mit Hämatoxylin stark färbbare Körnchen (Fig. 35). Diese Körnchen spielen jedenfalls eine Rolle beim Aufbau der Kerne. An vielen Exemplaren sieht man, wie dieselben sich nach dem Zentrum des Protoplasmakörpers zu in ein Chromidialnetz-ähnliches Gebilde zusammengezogen haben (Fig. 36), das sich bei anderen Individuen schon mehr verdichtet hat und zu einem großen, bläschenförmigen Kern geworden ist (Fig. 37). Durch weitere Konzentration des Chromatins gehen diese Kerne dann in die kompakteren Kernformen der ausgebildeten Protoplasmakörper über (Fig. 38—43). Nach allem findet also in den neugebildeten Protoplasmakörpern vermutlich aus den im Protoplasma zerstreuten Resten der vegetativen Kernsubstanz eine Reorganisation von vegetativen Kernen statt. Es scheint, als ob diese Kerne sich durch multiple Kernteilung vermehren können; wenigstens deuten sehr zahlreiche Kernformen auf derartige Vorgänge hin (cf. Fig. 7, 44 bis 48).[1]) Es dürfte damit eine Vermehrung der Protoplasmakörper Hand in Hand gehen. Immerhin ist es schwer, in dieser Beziehung sichere Entscheidungen zu treffen. Denn die reorganisierte vegetative Kernsubstanz tritt uns keineswegs immer in der Gestalt eines einzigen in einer Protoplasmasse gelegenen Kernes entgegen, sondern in sehr mannigfaltigen Formen. Die nach der Romanowsky-Ziemann'schen Methode gefärbten Deckglasausstrichpräparate zeigen, daß auch in solchen Protoplasmakörpern, welche schon Sporen ge-

[1]) Diese Kernformen erinnern stark an die von Doflein (1898 S. 335, 336 Fig. 124, 128, 136) an den Kernen der „äußeren Zone" von Glugea lophii-Zysten gesehenen Teilungsmodi.

bildet haben und sich wohl sicher nicht mehr teilen, die Kernsubstanz häufig in Gestalt zahlreicher, unregelmäßig gestalteter, größerer und kleinerer Brocken vorkommt (Fig. 50, 53—55). Die sekundären Protoplasmakörper finden sich auch im vorliegenden Fall nicht nur innerhalb der Parasitenmasse, sondern hier und da ziemlich häufig in den Zwischenräumen der bindegewebigen Wirtszyste.

Nur ein Teil der neugebildeten Protoplasmakörper enthält keine weiteren Einschlüsse als die Kerne; viele sind bereits in die Produktion von Sporen eingetreten (Fig. 49–55). Diese sekundäre Sporulation erfolgt im wesentlichen nach demselben Modus wie die früher geschilderte primäre Sporenbildung der großen Protoplasmamassen mit Eigenzyste, und es können dabei einzelne oder auch viele Sporonten und Sporen in einem Protoplasmakörper entstehen. Wohl immer bleibt ein mehr oder minder großer Protoplasmarest und vegetativer Kernrest des Mutterindividuums erhalten. Zwar finden sich in den Deckglasausstrichpräparaten einzelne Formen, deren ganzer Körper in Sporontenabkömmlinge zerfallen ist (Fig. 56, 57), doch können diese Formen bei der Herstellung der Präparate aus den Mutterindividuen herausgefallen sein. Immerhin wäre ja bei der großen Mannigfaltigkeit und Unregelmäßigkeit, welche das Verhalten der Kernsubstanzen zeigt, die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen, daß unter Umständen auch einmal das ganze Mutterindividuum zu Sporonten aufgeteilt wird.[1]) Wir finden ja, wie ich gezeigt habe, auch bei Thélohania mülleri beide Modi der Sporenbildung, einmal den hier die Regel bildenden vollkommenen Zerfall des Mutterindividuums („Sporonten") in Sporen und als Anomalie außerdem die Bildung einzelner Sporen in größern Protoplasmakörpern („anormalen Meronten") (cf. 1902 S. 248 Fig. 103, 104. S. 250—253 Fig. 44—72). Werden bei N. anomalum sehr zahlreiche Sporen in einem Protoplasmakörper gebildet, so wird das unverbrauchte Protoplasma häufig in einzelne, meist langgestreckte Teilstücke zerfällt, welche chromatische Substanz in der verschiedensten Anordnung und Form enthalten und sich oft massenhaft auch isoliert in den Deckglasausstrichpräparaten finden (cf. Fig. 55, 58—63). Einzelne dieser Körper mögen auch noch zu Sporen werden (Fig. 60, 62). Da die unregelmäßig angeordnete chromatische Substanz sich nur bei Färbung mittels des

[1]) In den Protoplasmakörpern der Plistophora (?) schmeili (L. Pfr.) wird nach der Angabe Schewiakoffs (1894 S. 21, Fig. 21, 22, 27, 28) das Protoplasma durch sukzessive Sporenbildung schließlich ganz aufgebraucht.

Ziemann-Romanowsky'schen Verfahrens deutlich darstellen läßt, so ist man allerdings nicht ganz sicher, ob man das Recht hat, hier von Kernsubstanzen zu sprechen. Vielleicht ist es das Richtigste, angesichts des bei dem ganzen Reorganisationsvorgang der Protoplasmakörper hervortretenden Durcheinanders von Protoplasma und Kernsubstanz die Begriffe Kern und Protoplasma überhaupt nicht in dem gewöhnlichen Sinne anzuwenden, da die in Rede stehenden Dinge eben nicht in das hergebrachte Schema passen. Es sei noch bemerkt, daß sich besonders bei großen, zahlreiche Sporen enthaltenden Protoplasmakörpern eine Abrundung und schwache Anzeichen einer Hüllbildung geltend machen (cf. Fig. 53—55).

Alles in allem stellt sich der ganze, geschilderte Vorgang der Bildung kleiner Protoplasmakörper mit sekundärer Sporulation wie eine verkleinerte Wiederholung der an den großen Zysten beobachteten Vorgänge dar. Wir werden uns vielleicht vorzustellen haben, daß die günstigeren Ernährungsbedingungen, in welche das Protoplasma der großen Parasitenmassen nach Auflösung der Eigenzyste eintritt, das schon fast erloschene vegetative Leben neu anfachen und damit auch die Reorganisation des vegetativen Kernapparates verursachen. Die in den Sporen eingeschlossene Generation werden wir nach allem, was bisher darüber bekannt geworden ist (cf. meine Arbeit über Th. mülleri 1902 S. 262), als die Geschlechtsgeneration aufzufassen haben. Es ist von besonderem Interesse, daß diese Geschlechtsgeneration nicht nur in den primären großen Zysten, sondern auch nach Wiederanfachung des vegetativen Lebens in den sekundären, kleinen Protoplasmakörpern auftritt.

Ganz ähnliche Zystenauflösungen mit Bildung sekundärer Protoplasmakörper scheinen auch bei Glugea lophii Dofl. stattzufinden. Die beiden Untersucher dieser Form, Doflein (1898 S. 332—338 Fig. 121—132, 136—139) und Mrázek (1900), haben augenscheinlich teilweise Parasitenmassen mit aufgelöster Eigenzyste vor Augen gehabt und auch sporenführende Protoplasmakörper gesehen, die den von mir bei Nosema anomalum beschriebenen recht ähnlich sind, halten dieselben aber für infizierte Bindegewebszellen und Ganglienzellen (Doflein l. c. S. 337) oder Leukozyten, welche Sporen in sich aufgenommen haben (Mrázek).[1]) Da anzunehmen ist,

[1]) Ich kann die Doflein'schen und Mrazek'schen Angaben, welche mir mehrere recht anfechtbare Deutungen zu enthalten scheinen, hier nicht gut im einzelnen kritisieren, da ich Glugea lophii nicht selbst untersucht habe. Nur darauf möchte ich hinweisen, daß Doflein (l. c. Fig. 136 b, d, e, f, 137) selbst isolierte Protoplasmakörper abbildet, welche keine Spur von Wirtszellenkernen, sondern nur

daß auch die von mir gefundenen sekundären Protoplasmakörper von manchen für Leukozyten angesprochen werden, so will ich hier gleich von vornherein kurz die Gründe auseinandersetzen, welche mich bestimmten, sie für Parasitenformen zu halten. Ich will zugeben, daß die Ähnlichkeit dieser Körper mit Leukozyten in einzelnen Fällen eine recht große ist, und daß die Annahme, die Leukozyten des Wirtes drängen zerstörend in die Parasitenmasse ein, viel Bestechendes hat. Aber wie ist mit dieser Annahme die Tatsache zu vereinen, daß die in Rede stehenden Protoplasmakörper sich nicht einzeln, sondern fast stets in großen Mengen zusammengeballt inmitten der Sporenmasse und oft sogar in ziemlich großer Entfernung vom Wirtsgewebe finden? Wie ferner der Umstand, daß sich unter diesen Tausenden von Exemplaren oft kein einziges mit Sporen beladenes Exemplar findet, dafür aber die allerverschiedensten und mannigfaltigsten Kernformen vorkommen, die augenscheinlich auf Vermehrungsvorgänge schließen lassen? Wie soll man überhaupt die selbst für Leukozyten ganz unerhörten Gestalten erklären, welche die Kernsubstanz dieser Körper aufweist, wenn man in ihnen Leukozyten sehen will? Man könnte einwenden, daß aus diesen mannigfaltigen Kernformen auf einen Zerfall der Leukozytenkerne zu schließen sei; aber diese Kernbilder, besonders die oft recht deutlichen Chromidialnetze machen doch keineswegs den Eindruck zerfallender und absterbender Kernsubstanzen! Wie sollte man endlich die Tatsache erklären, daß die Parasiten sich im Innern der ihnen doch jedenfalls feindlichen Leukozyten so ungestört entwickeln können? Es bliebe ja hier die Annahme eines Parasitismus, aber diese scheint mir wieder durch die anderen Gründe ausgeschlossen. Auch die in Fall 3 beschriebene Bildung selbständiger, kugeliger und strangförmiger von Sporen erfüllter Protoplasmamassen in der Nachbarschaft der ursprünglichen Parasitenmasse läßt sich mit der Leukozytentheorie nicht gut vereinigen. Aus allen diesen Gründen halte ich die Parasitennatur der betreffenden Gebilde für sehr wahrscheinlich, wenn man sie auch nicht ganz sicher beweisen kann. Immerhin soll damit nicht in Abrede gestellt werden, daß einzelne Lenkozyten in die Parasitenmasse eindringen können, doch dürften sie hier wenig für den Wirtskörper fruchtbringendes ausrichten.

Die Entwicklung und Form der Sporen von N. anomalum habe ich am genauesten an vorliegendem Fall studiert.

Parasitenkerne allein oder solche und reife Sporen enthalten. Auch vermißt man bei vielen der von Doflein abgebildeten, angeblich intrazellulären Parasiten (l. c. Fig. 136c, 139b, c) gesonderte Parasiten-Protoplasmakörper.

Den Ausgangspunkt bilden die etwa eiförmig gestalteten, noch hüllenlosen Abkömmlinge der Sporonten (Fig. 64), welche sich alsbald mit einer allmählich dicker werdenden Sporenhülle umgeben. Der ziemlich kompakte Kern, welcher durch größere Konzentration des Chromatins aus dem oft bläschenförmigen Kern der Sporenmutterzelle hervorgeht, begibt sich an das eine Ende der Spore, und gleichzeitig treten im Protoplasma derselben Vakuolen auf, welche schließlich zur Bildung der großen Vakuole an dem auch den Kern enthaltenden Ende der Spore zusammentreten (Fig. 65—68). Eine zweite, kleinere Vakuole ist nur selten schon an den einkernigen Sporen sichtbar, sondern legt sich erst später an dem entgegengesetzten, oft ein wenig verschmälerten Ende der Spore an (cf. Fig. 73, 74, 84, 87, 96—103). Durch beide Bildungen wird also der Protoplasmakörper der Spore hier ebenso wie bei Thélohania mülleri (cf. meine Arbeit 1902) auf einen kleinen Bezirk in der Mitte der Spore zusammengedrängt. Während aller dieser Veränderungen findet nun durch sukzessive direkte Kernteilungen (cf. Fig. 75—80, 85) eine Vermehrung des einen Sporenkerns auf vier statt[1]) (Fig. 68—98). Diese Kernvermehrung zeigt bei den verschiedenen Sporen sehr viele Unregelmäßigkeiten. Einmal kann die Größe der Teilprodukte sehr verschieden sein, ferner kommen die mannigfachsten Lagerungen der Kerne vor, und endlich sind die einzelnen Kernteilungsphasen keineswegs synchron mit bestimmten sonstigen Veränderungen des Sporeninhaltes. So kann z. B. eine einkernige Spore noch ganz nackt sein, sie kann aber auch schon eine Hülle und zwei terminale Vakuolen aufweisen (cf. Fig. 73, 74), während es andererseits wieder drei- und vierkernige Sporen gibt, welche erst die eine größere der beiden Vakuolen besitzen (Fig. 85, 88—94). Sehr häufig liegen die Kerne nicht in der Hauptansammlung des Sporenprotoplasmas, sondern in dem dünnen Protoplasmaüberzug der großen Vakuole (Fig. 69, 72, 73, 80—82, 84, 85, 88, 91—96), so daß es bei gewissen Lagen der Spore so aussieht, als lägen sie im Innern der Vakuole, was in Wirklichkeit wohl niemals der Fall ist (Fig. 74, 87, 90)[2]). Erst nach völliger Reifung der Spore treten sie an vorliegendem Material meistens in die Hauptprotoplasmamasse hinein, wobei sich gewöhn-

[1]) Thélohan (1895 S. 272 Fig. 141) hat in den Sporen von Nosema anomalum 2—3 dunkel färbbare Körnchen gefunden, welche er für Kerne hält; doch scheint er nur das Sporenprotoplasma gesehen zu haben.

[2]) Das stark lichtbrechende Körnchen, welches Thélohan (1895 S. 274 Fig. 119) bei Glugea punctifera in der Vakuole gefunden hat, ist wohl sicher auch ein derartig gelegener Kern.

lich zwei der kleinen und zwei der großen Vakuole anlegen (Fig. 97, 98). Natürlich liegen sie aber nicht immer in einer Ebene, wie in den dargestellten Fällen. Bemerkenswert ist, daß die Kerne mit fortschreitender Vermehrung im allgemeinen weniger färbbar werden (cf. Fig. 85, 95, 96), ein Umstand, der zusammen mit der Konzentration und stärkeren Färbbarkeit des Sporenprotoplasmas den Nachweis der vier Kerne einer reifen Spore sehr erschwert. Die geringere Färbbarkeit der Tochterkerne scheint darauf zu beruhen, daß während der Teilungen Substanzen aus den Kernen ausgeschieden werden. Wenigstens bemerkt man an tadellos gefärbten und differenzierten Sporen kleine, unregelmäßig gestaltete Massen im Protoplasma, welche sich etwas dunkler wie dieses färben und oft dicht neben den Kernen liegen, so daß es aussieht, als seien sie soeben aus letzteren ausgestoßen worden (Fig. 68, 71, 83, 90, 91, 92, 94, 95). Die Vierkernigkeit der reifen Sporen beweist, daß die Sporen von Nosema anomalum in ihrem ersten Wirt die volle Reife erlangen; sie unterscheiden sich dadurch wesentlich von den Sporen der Th. mülleri, welche, wie ich gezeigt habe (1902 S. 260, 261), im ersten Wirt nur zweikernig werden und erst im Darmkanal des zweiten Wirtes die Vierkernigkeit und damit die volle Reife erhalten. Hinsichtlich der Bedeutung der vier Sporenkerne möchte ich meine früher (1902 S. 262) geäußerte Ansicht aufrecht erhalten. Zwei dieser Kerne sind die Polkapselkerne, sie entsprechen den beiden Polkapselkernen der phänozysten Myxosporidien und stellen gewissermaßen den vegetativen Kernapparat der Spore dar, die beiden anderen gehören dem Amöboidkeim an und hätten somit als die eigentlichen Geschlechtskerne zu gelten, falls die Annahme richtig ist, daß nach dem Ausschlüpfen die beiden einkernigen Teilhälften des Amöboidkeimes mit einander kopulieren. Die Hülle der reifen Spore ist ziemlich dick (cf. Fig. 147) und besitzt ungefähr das gleiche Lichtbrechungsvermögen wie Kanadabalsam, so daß sie in Kanadabalsampräparaten meist unsichtbar ist, und die Sporen hier viel kleiner erscheinen als in frischem Zustande (cf. Fig. 97—103 mit Fig. 132—136), wo sie durchschnittlich 6 μ lang und 2 μ breit sind. Ihre Gesamtgestalt ist eiförmig, und das eine Ende ist oft ein wenig verschmälert (Fig. 134), doch kommen auch andere Formen vor (Fig. 132, 133, 135, 136).[1]) Mißbildungen und Riesenformen sind ziemlich häufig. Die schon an frischem Material sichtbare größere Vakuole und wohl auch die kleinere ist auf allen

[1]) Fig. 135, 136 gehören zu Fall 5.

Seiten von einer dünnen Protoplasmaschicht bedeckt, welche häufig partielle, strangförmige Verdickungen zeigt (Fig. 70, 83, 95, 96, 103). Schwer ist es, die Bedeutung dieser beiden so verschieden großen Vakuolen an den Enden der Spore sicher festzustellen. Die kleinere am spitzeren Sporenende etwas seitlich gelegene Vaknole enthält sicher einen Teil des Polfadens, da letzterer etwas seitlich aus dieser Vakuole hervortritt und sowohl an günstig gefärbtem Material wie auch an solchen Sporen, welche längere Zeit in Formol gelegen haben [1]), deutlich im Innern der kleinen Vakuole erkennbar ist (Fig. 99—102, 139 [1]), 140.[1]) Man hat daher diese kleinere Vaknole bisher als Polkapsel betrachtet und die größere, auf der anderen Seite der Protoplasmamasse gelegene Vakuole mit der Vakuole des Amöboidkeims der phänozysten Myxosporidien verglichen (cf. auch meine Arbeit über Thélohania mülleri 1902 S. 254, 255). Indessen hat schon Thélohan (1895 p. 275) darauf hingewiesen, daß sich diese Vakuole der Mikrosporidiensporen wesentlich anders verhält, als die Sporenvaknole der phänozysten Myxosporidien, da sie nach Behandlung der Sporen mit Jod oft verschwindet (cf. Fig. 142—145). Es ist mir nun gelungen, an solchen Sporen, welche längere Zeit in Formol, dann einige Wochen in Alkohol gelegen hatten [1]), bei Untersuchung in Glyzerin oder destilliertem Wasser in der großen Vakuole eine größere Anzahl von feinen, senkrecht zur Längsachse der Spore verlaufenden Linien zu sehen, welche vermutlich nichts anderes als Teile des spiralig aufgerollten Polfadens sind (Fig. 140). Besonders deutlich werden diese Dinge, wenn man die soeben aus dem Alkohol herausgenommenen Sporen in destilliertem Wasser unter starker Einengung der Apertur des Abbe'schen Kondensors und Anwendung schiefer Beleuchtung untersucht. In ausgiebig gefärbten Sporen findet man denn auch in der Vakuole einen oft sehr dunkel gefärbten Längsstrich, welcher wie eine Verlängerung des in der kleinen Vakuole deutlich sichtbaren Polfadens aussieht und sich bis fast ans Ende der Spore erstreckt (Fig. 101, 102). Ich vermute, daß dieser Längsstrich dasselbe ist, was Thélohan (1895 S. 249 Fig. 141) als eine auf Zweiklappigkeit der Spore deutende Längsnaht beschrieben hat. Ich habe niemals eine wirkliche Naht der Sporenhülle sehen können. Der Längsstrich scheint mir vielmehr nichts anderes zu sein, als das bei der Vorbehandlnng der gefärbten Kanadabalsampräparate zusammengeschrumpfte hintere Ende der Polfadenspirale. Man wird sich also wohl vorstellen müssen, daß die Polfadenspirale

[1]) Es sind dies Sporen von den Parasiten des Falles 3.

die Hauptprotoplasmaansammlung der Spore in der Mitte durchbohrt. In der Tat kann man auch an optischen Querschnitten durch die Spore eine ringförmige Gestalt dieser Protoplasmamasse feststellen (Fig. 49, 53, 54, 55), welche auf eine derartige Durchbohrung schließen läßt. Nach alledem scheint mir die Annahme gerechtfertigt, daß die — vielleicht von einer besonderen Polkapselmembran umgebene — Polfadenspirale die ganze hintere Vakuole oder wenigstens einen großen Teil derselben ausfüllt, und ich habe dieser Auffassung auch in dem Schema Fig. 147 Ausdruck gegeben. Es wäre auch schwer verständlich, wie der noch zu beschreibende ungeheuer lange Polfaden in dem bisher allein als Polkapsel aufgefaßten kleinen Raum am spitzeren Ende der Spore Platz hätte. Es sei noch bemerkt, daß auch Thélohan (1895 S. 263 Fig. 144, 145 *cd*) bei Nosema gigantea und Nosema bombycis eine sehr große Polkapsel beschrieben hat. Immerhin möchte ich nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß bei einem so schwer zu untersuchenden Objekt, wie es die Polkapsel der Mikrosporidienspore ist, mancherlei Irrtümer vorkommen können, so daß die Deutung niemals eine sichere ist. So wäre es z. B. denkbar, daß die von mir beobachtete Ausdehnung der Polfadenspirale bis in die große Vakuole hinein nicht dem natürlichen Verhalten entspricht, sondern auf einer anormalen Dehnung oder gar Sprengung der Polkapsel und darauf folgenden hinteren Verlängerung der Spirale beruht. Auch die scheinbare zentrale Durchbohrung der Protoplasmamasse könnte nur der Ausdruck einer hier liegenden, sehr dünnen Stelle sein. Der Polfaden, welcher nach längerem Liegen der Sporen in Jodwasser, selten auch bei der Konservierung (Fig. 103) etwas seitlich vom spitzeren Ende der Spore hervortritt, kann bei vorliegender Spezies die geradezu ungeheuerliche Länge von 150 μ erreichen (Fig. 141—146).[1]) Er besitzt gerade wie derjenige von Th. mülleri (cf. meine Arbeit 1902 S. 255, 256 Fig. 87, 88) eine kleine Basalverdickung und zeigt zuweilen dieselben auf einen Ausstülpungsprozeß deutenden Nodositäten (Fig. 146). Meistens sind die ausgestülpten Polfäden ganz gerade gestreckt. In den Jodwasserpräparaten findet man häufig an der Stelle, wo der Polfaden hervorkommt, den ganzen Inhalt der Spore ausgetreten.[2]) Endlich sei noch erwähnt, daß man zuweilen

[1]) Thélohan (1895 S. 356) gibt nur 30—35 μ an.

[2]) An dieser Stelle verläßt jedenfalls der Amöboidkeim auch normalerweise die Spore, wobei wohl ein kleines Stück der Hülle wie ein Deckel abgehoben wird (vgl. auch Balbiani 1883, S. 321 Tafel 3 Fig. 2, 1884 S. 159 Tafel 5 Fig. 2, Pfeiffer 1888 S. 475, 477, 478 Fig. 4, Stempell 1902 S. 256, 259 Fig. 109).

an frischen Sporen nahe am Ende der Vakuole eine zarte Ringlinie erkennen kann (Fig. 135);[1]) ihre Bedeutung ist mir unklar geblieben.

Fall 5. Parasiten der Ovarialeier von Gasterosteus aculeatus L.

(Fig. 8. 9, 104—129, 135—138).

Zur Untersuchung gelangten nur einige wenige Ovarialeier von Gasterosteus aculeatus, welche mit Nosema anomalum infiziert waren.[2]) Da ich dieselben zur Herstellung von frischen und konservierten Deckglasausstrichpräparaten verwandte, so war es leider nicht möglich, Schnitte herzustellen und dadurch ein Situsbild zu gewinnen.

Die gefundenen Parasitenformen gleichen im wesentlichen den unter Fall 4 beschriebenen; wir haben es also jedenfalls auch hier mit zystenlosen Parasitenmassen zu tun.[3]) Die sekundären Protoplasmakörper unterscheiden sich von denen des Falles 4 hauptsächlich durch die Struktur ihrer Kerne. Zwar finden sich unter den sporenfreien Individuen einzelne, welche genau dieselben kompakten Kerne wie die meisten Darmzystenparasiten aufweisen (Fig. 104—106), die Mehrzahl der Protoplasmakörper und besonders die sporenhaltigen haben aber viel weniger kompakte Kerne mit deutlichem Kerngerüst (Fig. 8, 107—114). Auch sind die vegetativen Restkerne immer nur in der Einzahl vertreten. Ich glaube nicht, daß diese Verschiedenheiten, die wohl teils auf den verschiedenen Existenzbedingungen beruhen, teils vielleicht auch auf kleine Unterschiede in der Fixierung und Färbung zurückzuführen sind, zur Aufstellung einer besonderen Varietät berechtigen. Unter den Protoplasmakörpern gelang es mir einmal, auch einen solchen zu finden, der noch einen einkernigen Sporonten enthielt (Fig. 111), und andere, deren Kernkonfiguration auf soeben stattfindende Bildung eines Sporontenkerns schließen läßt (Fig. 109. 110). Die sporenhaltigen Formen gleichen im wesentlichen denen des Falles 4 (Fig. 112—114). Die in Fig. 115, 116 dargestellten Formen, welche zahlreiche Kerne, aber noch keinen deutlichen Zerfall ihres Protoplasmas zeigen, sind vielleicht aus den Mutter-

[1]) Es ist dies eine Spore des Falles 5.

[2]) Im allgemeinen scheinen Infektionen der Ovarialeier mit Nos. anomalum selten zu sein (cf. auch Labbé 1899 S. 105). Zwar findet man häufig Eier mit weißen Flecken; dieselben rühren aber meistens von anderen Einschlüssen (Dotterkernen etc.) her.

[3]) Ähnliche sporenbildende Protoplasmakörper von Plistophora mirandellae haben Vaney und Conte (1901 S. 645) in Ovarialeiern von Alburnus mirandella Blanch. gefunden.

individuen herausgefallene Sporonten, bei denen noch keine Protoplasmateilung stattgefunden hat. Die Sporen gleichen in der Hauptsache denen der Darmzystenparasiten, nur befinden sie sich mit wenigen Ausnahmen noch auf dem einkernigen Stadium (Fig. 8, 9, 121—129). Dementsprechend ist auch ihre größere Vakuole verhältnismäßig kleiner als bei den Sporen des Falles 4. Bei einigen Sporen ist die Kernmasse in Gestalt einzelner Körnchen im Umkreis eines Hohlraumes angeordnet (Fig. 121—124); es sind dies jedenfalls Formen, deren Kerne sich auf dem Übergangsstadium zwischen dem oft großblasigen, aufgelockerten Kern der Sporenmutterzelle (Fig. 117, 119) und dem kompakten, kleinen Kern der reifenden Spore (Fig. 8, 9, 125) befinden.

Zusammenfassung und Schlußbetrachtungen.

Ehe ich eine Zusammenfassung und Deutung der in den verschiedenen Fällen beobachteten Entwicklungsvorgänge gebe, möchte ich die Frage erörtern, ob wir es in allen diesen Fällen mit ein und derselben Spezies zu tun haben. Wir sehen, daß nicht nur die Sporen der verschiedenen Fälle Unterschiede aufweisen, sondern daß auch die Struktur der primären und sekundären Kerne in den einzelnen Fällen eine etwas verschiedene ist. Ich glaube indessen, daß alle diese Unterschiede, selbst wenn sie noch größer wären, als sie es in der Tat sind, nicht ausreichen würden, um darauf neue Arten oder Varietäten zu gründen. Haben wir es doch, wie aus den Einzelbeschreibungen hervorgeht, hier mit einem Mikrosporidium zu tun, bei dem selbst der Inhalt ein und derselben Zyste eine derartig große Variabilität erkennen läßt, daß die in den verschiedenen Fällen beobachteten Unterschiede dagegen oft geringfügig erscheinen. Man denke nur an die vielfach erörterten Unterschiede in Gestalt und Größe der reifen Sporen einer Zyste [1]) und an die mannigfachen Modifikationen, welche die vegetative Kernmasse der sekundären Protoplasmakörper des Falles 4 aufweist. Viele Unterschiede mögen auch auf verschiedener Konservierung beruhen oder auf Verschiedenheiten der Existenzbedingungen zurückzuführen sein. Bedenkt man dagegen, daß die allgemeinen Grundzüge der Entwicklung, soweit sie sich feststellen ließen, in allen Fällen dieselben sind, so darf man wohl mit Recht schließen, daß sämtliche beschriebenen Parasitenformen der Spezies Nosema anomalum Moxz. angehören. In der Tat, ein treffender Name für eine so variable Spezies!

[1]) cf. auch Thélohan 1895 S. 290.

Fassen wir nun die Entwicklung von N. anomalum, wie sie sich nach meinen Beobachtungen und Deutungen darstellt, noch einmal kurz zusammen, so ergibt sich folgendes. Den Ausgangspunkt bilden kleine, viele kompakte Kerne enthaltende Protoplasmamassen, welche sich mit einer zunächst dünnen Eigenzyste umgeben. Später wird von seiten des Wirtskörpers um diese Eigenzyste eine bindegewebige Hülle herumgelegt. Während des Heranwachsens der Parasitenmasse bilden sich ihre Kerne zu großen, oft langgestreckten „vegetativen Kernen" um. Von der Hauptmasse des Protoplasmas sondern sich unter Abscheidung dünner Membranen einkernige Protoplasmakörper, deren Kerne Abkömmlinge der vegetativen Kerne sind: die primären Sporonten. Dadurch, daß dieselben Flüssigkeit ausschwitzen, kommen sie und ihre Abkömmlinge anfänglich in kleine intraplasmatische Höhlungen zu liegen, durch deren Zusammenfließen allmählich ein größerer, zentraler Hohlraum entsteht. Auch in diesem können sich Sporonten freischwimmend entwickeln. Die Sporonten werden entweder direkt zu Sporen oder zerfallen durch sukzessive Zweiteilungen in eine verschieden große Anzahl von zunächst einkernigen Sporen. Diese umgeben sich mit einer Hülle, innerhalb deren sich aus Vakuolen des Protoplasmas die den Polfaden enthaltenden Vakuolen der reifen Spore bilden, während der Sporenkern unter Abgabe chromatischer Substanzen durch sukzessive Zweiteilungen in 4 Kerne zerfällt, von denen 2 als Polkapselkerne, 2 als Amöboidkerne aufzufassen sind. In der Polkapsel bildet sich ein 150 μ langer Polfaden aus. Nach Beendigung des Wachstums der Parasitenmasse und Abschluß der Sporenbildung findet in dem verbleibenden protoplasmatischen Wandbelag eine Auflösung der noch vorhandenen vegetativen Kerne zu kleinsten Körnchen statt. Bei älteren Parasitenmassen kann dazu eine Auflösung der Eigenzyste treten. In diesem Fall bilden sich häufig aus den Resten des Protoplasmas sekundäre, kleine, isolierte Protoplasmakörper, in denen durch Zusammenziehung kleinster, färbbarer Körnchen eine Rekonstruktion der Kernmasse zu sekundären, vegetativen Kernen erfolgt. Innerhalb dieser Protoplasmakörper, welche in das Wirtsgewebe einwandern können, erfolgt dann eine erneute, sekundäre Sporonten- und Sporenbildung, die nach dem Typus der primären Sporenbildung verläuft. Die Lücke, welche noch in dem Entwicklungskreis besteht, ist wohl nach dem, was darüber bekannt ist (cf. meine Arbeit über Th. mülleri 1902 S. 264), folgendermaßen auszufüllen: Die reifen Sporen gelangen in den Darmkanal anderer Stichlinge, es tritt zunächst der Polfaden, dann der übrige, in 2 ein-

kernige Protoplasmakörper und die beiden Polkapselkerne zerfallene die Inhalt heraus, die Polkapselkerne nnd der Polfaden gehen zugrunde, die beiden Amöboidkeime kopulieren, und das Kopulationsprodukt wächst nach Einwanderung in die Darmwand zur vielkernigen Zyste aus.

Überblicken wir nur den ersten Teil der in den Geweben des Stichlings verlaufenden Vorgänge, welche mit der Auflösung der vegetativen Kerne abschließen, so lassen sich zahlreiche Analogien bei anderen Protozoen anffinden. Die neuere Protozoenforschung hat uns mit einer ganzen Reihe von Entwicklungskreisen bekannt gemacht, bei denen nach einer Periode vegetativen, mit ungeschlechtlicher Vermehrung verbundenen Lebens anders geartete Formen auftreten, deren weitere Vermehrung durch voraufgegangene Kopulation oder Konjugation zweier Individuen bedingt ist. Dabei zeigt sich, daß der rein vegetativen Vermehrung eine bestimmte Grenze gesetzt ist, über welche hinaus dieselbe ohne Schaden der Arterhaltung nicht möglich ist. Derartige Verhältnisse scheinen bei allen Protozoen zu bestehen. Die Entwicklung der vorliegenden Mikrosporidie liefert ein neues Beispiel hierfür. Wir sehen, wie in der enzystierten Parasitenmasse zunächst ein Wachstum des Protoplasmas und eine starke Vermehrung der Kerne auf rein ungeschlechtlichem Wege erfolgt, wie sich aber schon sehr bald aus dieser vegetativen Parasitenmasse die als Vorfahren der Geschlechtsgeneration aufzufassenden Sporonten differenzieren. Nur dadurch nnterscheiden sich die vorliegenden Mikrosporidien nnd so viele phänozyste Myxosporidien von der Mehrzahl der anderen Sporozoen, daß diese Geschlechtsgeneration durch endogene Knospung[1]) im Körper der vegetativen Individuen entsteht. Damit hängt zusammen, daß die vegetativen Formen und die Geschlechtsformen hier zeitlich nicht so deutlich voneinander geschieden sind, wie bei so vielen anderen Protozoen. Immerhin existiert auch hier eine Periode rein vegetativen Lebens, und es dürfte daher nicht richtig sein, zwischen diesen Formen und den anderen Sporozoen einen tiefgreifenden Unterschied zu statuieren, wie dies Schaudinn (1900 S. 281) tut, wenn er zwischen Telosporidia und Neosporidia unterscheidet.[2]) Die Verschiedenheiten erscheinen noch geringfügiger, wenn man bedenkt, daß ja auch bei anderen

[1]) Daß die Pansporoblastenbildung der Myxosporidien am besten als Knospung aufzufassen ist, habe ich bereits früher (1903 S. 90, 91 Fußnote) auseinandergesetzt.

[2]) Die Homologien gehen vielleicht noch weiter: sollte nicht z. B. die kernlose, vegetative Protoplasmamasse älterer Zysten von Nosema anomalum dem bei der Bildung der Geschlechtsgeneration entstehenden Restkörper mancher Sporozoen (z. B. der Gregarinen) direkt vergleichbar sein?

Sporozoen (Coccidien, Hämosporidien) das Auftreten der Geschlechtsformen oft schon zu einer Zeit erfolgt, wo noch zahlreiche vegetative Individuen vorhanden sind. Wenn wir von der zelligen Selbständigkeit der Nosemasporonten absehen, so können wir ihre Kerne direkt mit den Mikronuklei der Infusorien vergleichen, mit denen sie auch die Chromatinarmut gemeinsam haben, während die vegetativen Kerne den Makronuklei entsprechen. Gerade wie diese nach Beendigung des vegetativen Lebens zugrunde gehen, so lösen sich auch die vegetativen Kerne der Nosemazysten im Protoplasma auf. Einmal mögen dadurch, daß die Parasitenmasse an der gegebenen Stelle nicht mehr weiter wachsen und weitere Nahrung aus dem Wirtskörper ziehen kann, ungünstigere Existenzbedingungen eintreten und — gerade wie bei den Infusorien — ein weiteres vegetatives Leben unmöglich machen. Ferner mag speziell die Auflösung der Kerne von Nosema dadurch bedingt sein, daß durch die starke Vermehrung der wohl Stoffwechselprodukte aufspeichernden vegetativen Kernsubstanz einerseits und die Verminderung des Protoplasmas bei der Sporontenbildung andererseits ein Mißverhältnis zwischen Kernmasse und Protoplasma entsteht. Die in den Sporenhüllen eingeschlossene Geschlechtsgeneration bleibt von allen diesen Einflüssen unberührt; für sie ist ein ausgiebiges vegetatives Leben und Wachstum erst nach dem durch Neuinfektion eines anderen Wirtes bedingten Ausschlüpfen und vollzogener Kopulation möglich. Immerhin mag auch sie schon in der Spore ein — wenn auch schwaches — vegetatives Leben führen, da auch bei ihr gewisse Stoffe aus den Kernen entfernt zu werden scheinen. Es ist anzunehmen, daß durch die Auflösung der vegetativen Kerne im Protoplasma der großen Parasitenmassen das vegetative Leben und damit der Stoffwechsel eine vollkommene Stockung erleidet, da die Regulation des Stoffwechsels durch die Kerne dann fehlt. So mag es auch zu erklären sein, daß keine neue Zystensubstanz mehr abgeschieden wird, und daß die schon bestehende, als Stoffwechselprodukt ausgeschiedene Zyste wieder der Auflösung im Protoplasma verfällt. Durch diese Auflösung werden dann aber plötzlich ganz neue Lebens- und Ernährungsbedingungen geschaffen. Die vorher durch eine dicke Zyste vom Wirtskörper getrennte Protoplasmamasse des Parasiten tritt nunmehr in direkte Berührung mit dem Wirtsgewebe und die dadurch gebotenen günstigeren Ernährungsbedingungen haben eine neue Anfachung des schon fast erloschenen vegetativen Lebens zur Folge. Da nun der mit starkem vegetativen Leben verbundene erhöhte Stoffwechsel der Regulation durch organisierte Kerne bedarf,

so erfolgt innerhalb der kleinen Protoplasmakörper, in welche das ursprünglich einheitliche Parasitenprotoplasma nach der Auflösung der Zyste schon aus rein mechanischen Gründen zerfallen muß, eine Reorganisation der vegetativen Kernsubstanz. Der Erneuerung des vegetativen Lebens folgt das sich in der sekundären Sporonten- und Sporenbildung manifestierende erneute Auftreten der Geschlechtsgeneration auf dem Fuße.

So viel zur allgemeinen Deutung der betreffenden Vorgänge. Es würde hier zu weit führen, in eine nähere Erörterung der allgemeinen Fragen einzutreten, welche das Wechselverhältnis zwischen Kernmasse und Protoplasma betreffen. Ich möchte nur darauf hinweisen, daß die bei Nos. anomalum beobachteten Verhältnisse in schönster Weise die Richtigkeit der neuerdings von R. Hertwig (1902 S. 1 ff.) geäußerten Ideen über Bedeutung und Wertung der einzelnen Zellbestandteile illustrieren. Eine relative Zunahme der vegetativen Kernmasse während des Wachstums und der vegetativen Vermehrung, wie sie Hertwig in mehreren Fällen beobachtet hat und als allgemeines Gesetz postuliert, findet sich auch bei N. anomalum. Es scheint, als ob hier Stoffe in gelöster Form aus dem Protoplasma aufgenommen werden, die erst später in dem Kern in festere Modifikationen übergehen, da man aus der Auflockerung des Kerngerüstes der vegetativen Kerne zunächst auf eine Flüssigkeitsaufnahme schließen muß. Vielleicht bilden diese Stoffe dann später direkt das Protoplasma der Sporonten. Auch die Tatsache, daß die vegetativen Kerne nach dem Heranwachsen der Zysten, beim Eintritt offenbar ungünstiger Existenzbedingungen, sich im Protoplasma auflösen, steht mit der Hertwigschen Beobachtung (l. c. S. 5 u. 1899 b), daß bei hungerndem Actinosphaerium die Kerne sich in Chromidien auflösen, in schönstem Einklang.[1]) Und — last not least — das ganze Durcheinander von Kernsubstanzen und Protoplasma, das wir nicht nur bei der Auflösung der primären vegetativen Kerne, sondern auch bei der Rekonstruktion der sekundären vegetativen Kerne beobachten, ist eine vollkommene Bestätigung der Hertwigschen Lehre, daß im Kern und im Protoplasma dieselben Substanzen, nur in verschiedener Organisation und chemischer Bindung vorhanden sind.[2])

[1]) Nach Fertigstellung dieser Untersuchungen geht mir eine jüngst erschienene Arbeit von Drzewecki (1903) zu, welcher bei Monocystis agilis und Monocystis porrecta ebenfalls eine vollständige Auflösung des vegetativen Kerns im Protoplasma beobachtet hat.

[2]) cf. darüber auch Schaudinn (1903 b S. 442).

Schließlich möchte ich nicht unterlassen, an dieser Stelle noch auf die auffallende prinzipielle Übereinstimmung hinzuweisen, welche trotz vieler Unterschiede im einzelnen zwischen dem Entwicklungszyklus von Nosema anomalum und dem von Actinosphaerium Eichhorni (nach den Untersuchungen von R. Hertwig 1899a S. 631—734) zu bestehen scheint. In beiden Fällen haben wir vielkernige Protoplasmamassen, welche sich enzystieren, in beiden Fällen findet eine Kernauflösung im Protoplasma und eine Ausbildung einzelner, einkerniger, enzystierter Protoplasmakörper statt (Sporonten von Nosema und Primärzysten von Actinosphaerium). Diese einkernigen Protoplasmakörper selbst (Actinosphaerium) oder ihre direkten Abkömmlinge (Nosema) zerfallen in beiden Fällen innerhalb einer Zyste in zwei Tochterindividuen (Amöboidkeime der Nosemaspore und Sekundärzysten von Actinosphaerium), welche nach vollzogener Kernreduktion (Polkapselkerne von Nosema und Reduktionskerne der Sekundärcysten von Actinospärium) in beiden Fällen miteinander kopulieren. In beiden Fällen haben wir also extremste Inzucht. Wenn diese Ähnlichkeiten auch wohl lediglich auf Konvergenzerscheinungen beruhen, so sind sie doch als solche schon von einigem Interesse.

Vergleiche mit den phänozysten Myxosporidien und anderen Mikrosporidien werden durch die Komplikation der Entwicklung von Nosema anomalum sehr erschwert. Die primäre Sporontenbildung erinnert zwar stark an die Pansporoblastenbildung der phänozysten Myxosporidien, doch bleibt der Unterschied bestehen, daß bei Nosema anomalum keine Restkerne im Pansporoblasten gebildet werden[1]), vielmehr verläuft die restlose Umwandlung der Sporonten in Sporen nach demselben Typus, den ich bei Thélohania mülleri (1902 S. 249—258 Fig. 44—84) gefunden habe — nur mit dem Unterschied, daß die Anzahl der aus einem Sporonten entstehenden Sporen bei Nosema anomalum innerhalb weiter Grenzen schwankt. Auch der Bau der reifen Spore von Nosema anomalum gleicht wohl in allen wesentlichen Punkten demjenigen der Spore von Thélohania mülleri (cf. meine Arbeit darüber 1902 S. 253—256, 260 Fig. 86—90, 108), so daß schon aus diesem Grunde an der nahen Verwandtschaft der Gattungen Nosema und Thélohania nicht gezweifelt werden kann. Schwer ist es dagegen, für die von mir bei Th. mülleri beschriebenen Meronten (1902

[1]) Ähnliche Sporenbildungsmodi wie bei N. anomalum bestehen wohl auch bei vielen anderen Mikrosporidien, z. B. Nosema stephani (Hagenmüller 1899 S. 836—839).

S. 244—249 fig. 5—43) ein Homologon in der Entwicklungsgeschichte von Nosema anomalum zu finden, doch ist das Fehlen derartiger vegetativer Formen bei Nosema anomalum ja leicht daraus zu verstehen, daß diese Spezies unter ganz anderen Existenzbedingungen lebt als Thélohania mülleri. In den großen Zysten werden die Meronten durch das ihnen analoge einheitliche vegetative Protoplasma mit seinen Kernen, vielleicht auch durch diese ihnen ja ähnlichen Kerne allein ersetzt, und später treten die sekundären Protoplasmakörper an ihre Stelle, welche ja auch mit den von mir bei Thélohania mülleri (1902 S. 248 Fig. 103—105) beschriebenen anormalen Meronten eine weitgehende Ähnlichkeit zeigen.[1])

Aus alledem ergibt sich, daß unter den aus der Entwicklungsgeschichte von Thélohania und Nosema bisher bekannten Formen[2]) nur die Sporonten und ihre direkten Abkömmlinge direkt vergleichbar sind und daß nur sie daher zur systematischen Einteilung verwendet werden dürfen. Der bisher häufig gebrauchte Ausdruck „Pansporoblast" (Doflein 1898 S. 334, Lühe 1900 S. 87) ist, wie ich schon früher (1902 S. 265, 266) auseinandergesetzt habe, und wie auch aus dem oben Gesagten hervorgeht, bei den Mikrosporidien am besten zu vermeiden, und ich schlage vor, dafür die von mir schon in meiner Thélohania-Arbeit gebrauchte Bezeichnung „Sporont" anzunehmen. Inwieweit das Vorhandensein einer großen. vegetativen Protoplasmamasse oder das Vorkommen isolierter Meronten systematisch verwendbar ist, müssen erst weitere, genauere Untersuchungen anderer Mikrosporidien lehren.

Zum Schluß möchte ich an alle Fachgenossen, welche im Besitz von Mikrosporidienmaterial sind, dasselbe aber nicht selbst verarbeiten wollen, die Bitte richten, mich durch Zusendung solchen Materials bei meinen Mikrosporidienstudien gütigst zu unterstützen.

---

[1]) Darauf, daß amöboide, sporenführende Protoplasmakörper auch bei anderen Mikrosporidien vorkommen, lassen einzelne Angaben in der Literatur schließen (vgl. die betr. Verweisungen im Text dieser Arbeit und meine Arbeit über Thélohania mülleri (1902 S. 266 Fußnote).

[2]) Von einer näheren Erörterung der bei Nosema bombycis bestehenden Verhältnisse möchte ich zurzeit noch absehen, da sich aus den zahlreichen Literaturangaben doch kein einheitliches und klares Bild von der Entwicklung dieser Form gewinnen läßt.

Chronologisches Verzeichnis der zitierten Literatur.

NB. Die innerhalb eines Jahres erschienenen Abhandlungen sind alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnet. Wo in einem Jahre zwei von demselben Autor herrührende Arbeiten vorhanden sind, habe ich sie — wie auch im Text — durch die Buchstaben a und b voneinander unterschieden. Die mit † bezeichneten Abhandlungen haben mir nicht im Original vorgelegen.

†1838. Gluge: Notice sur quelques points d'anatomie pathologie comparée, suivie de quelques observations sur la structure des branchies dans les Épinoches. in: Bull. Acad. Roy. Belg. Vol. 5.

†1841. —: Beobachtung zahlreicher Balggeschwülste als epidemische Krankheit bei Fischen. in: Anat. mikr. Untersuch. z. allg. u. spez. Pathol. Heft 2.

1883. Balbiani: Les Sporozoaires (suite); les Microsporidies. in: J. Micrograph., V. J. Paris.

1884. —: Leçons sur les Sporozoaires, Paris.

1888. Henneguy: Note sur un parasite des muscles du Palæmon rectirostris. in: Mém. Soc. philom. à l'occas. du centennaire de sa fondation 1788—1888 Paris.

1888. Pfeiffer, L., Beiträge zur Kenntnis der pathogenen Gregarinen. I. Die Mikrosporidien und die Fleckenkrankheit (Pébrine) des Seidenspinners. in: Zeitschr. Hygiene Vol. 3.

1892. Korotneff: Myxosporidium bryozoides. in: Z. wiss. Zool. Vol. 53.

†1892. Thélohan: Note sur le Glugea microspora. in: C. R. soc. Biol. (9) T. 4.

1893. Braun: II. Bericht über tierische Parasiten. in: Zentralbl. Bakt. Vol. 13.

1894. Schewiakoff: Über einige ekto- und endoparasitische Protozoen der Cyklopiden. in: Bull. Soc. Natural. Moscou, Année 1893 Vol. 7.

1895. Pfeiffer, L.: Die Protozoen als Krankheitserreger, Nachträge, Jena.

1895. Thélohan: Recherches sur les Myxosporidies. in: Bull. sc. France Belg. Vol. 26.

1896. Cohn, L.: Über die Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis. in: Zool. Jahrb. Anat. Vol. 9.

1898. Doflein: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien. in: Zool. Jahrb. Anat. Vol. 11.

1899. Hagenmüller: Sur une nouvelle Myxosporidie, Nosema Stephani, parasite du Flesus passer Moréau. in: C. R. Acad. Sc. Paris Vol. 129.

1899a. Hertwig, R.: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. in: Abh. Akad. München 19. Bd.

†1899b. —: Was veranlaßt die Befruchtung der Protozoen? In: Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München 15. Bd.

1899. Labbé: Sporozoa. in: Tierreich, Liefg. 5, Berlin.

1900. Lühe: Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung, Jena. (Erweiterter Abdruck eines Referates in: Zentralbl. Bakt. Vol. 27 n. 28 Abt. 1 1900.)

1900. Maázek: Sporozoenstudien. II. Glugea lophii Doflein. in: Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss. math.-naturw. Kl. Jahrg. 1899.

1900. Schaudinn: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. in: Zool. Jahrb. Anat. Vol. 13.

1901. Stempell: Zur Entwicklung von Plistophora mülleri (*L. Pfr.*) (vorläufige Mitteilung). in: Zool. Anz. Vol. 24.

1901. Vaney et Conte: Sur une nouvelle Microsporidie, Pleistophora mirandellae, parasite de l'ovaire d'Alburnus mirandella Blanch. in: C. B. Acad. Sc. Paris Vol. 133.
1902a. Giemsa: Färbemethoden für Malariaparasiten (vorläufige Mitteilung). in: Centralbl. Bakt. Vol. 31 Abt. 1.
1902b. —: Färbemethoden für Malariaparasiten. in: Zentralbl. Bakt. Vol. 32 Abt. 1.
1902. Hertwig, R.: Die Protozoen und die Zelltheorie. in: Arch. Protistenk. Bd. 1.
1902. Stempell: Über Thélohania mülleri (*L. Pfr*). in: Zool. Jahrb. Anat. Vol. 16.
1903. Drzewecki: Über vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen des Regenwurmhodens. in: Arch. Protistenk. Bd. 3.
1903a. Schaudinn: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden (vorläufige Mitteilung). in: Arb. Kaiserl. Gesundheitsamt Bd. 19.
1903b. —: Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. II. Bacillus sporonema n. sp. in: Arch. Protistenk. Bd. 2.
1903. Stempell: Über die Fortpflanzung der Protozoen. in: Mitteil. naturw. Ver. f. Neuvorpommern u. Rügen. 34. Jahrg.
1904. —: Über die Entwicklung von Nosema anomalum Monz. (vorläufige Mitteilung). in: Zool. Anz. Vol. 27.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I—III.

NB. Alle Figuren beziehen sich auf Nosema anomalum Monz.

Durchgehende Abkürzungen.

Eingeklammerte Zahlen bedeuten die Nummern der im Text beschriebenen 5 Hauptfälle, also:

(1) = Fall 1; Parasiten der Haut von Gobius minutus L.
(2) = Fall 2; Parasiten der Haut von Gasterosteus aculeatus L.
(3) = Fall 3; Parasiten in der Haut, am Ovarium, Peritoneum und Darmkanal von Gasterosteus aculeatus L.
(4) = Fall 4; Große Zyste der Darmwand von Gasterosteus aculeatus L.
(5) = Fall 5; Parasiten der Ovarialeier von Gasterosteus aculeatus L.

D.-A. Deckglasausstrichpräparat.
E.-H. Eisenhämatoxylinfärbung.
F. Formolkonservierung.
G. Giemsa'sche Färbung.
H. Färbung mit Delafield'schem Hämatoxylin.
R.-Z. Färbung nach Romanowsky-Ziemann.
S.-A. Konservierung mit heißem Sublimatalkohol (Schaudinn).
Schn. Schnitt.
Vergr. Vergrößerung.

Photographien.

NB. Dieselben wurden nicht retuschiert. Zu den mikrophotographischen Aufnahmen wurden Zeiss'sche Objektive und Okulare benutzt.

Fig. 1. Schnitt durch eine Parasitenmasse, welche noch einen protoplasmatischen Wandbelag (*p. w.*) und Protoplasmastränge mit vegetativen Kernen enthält.

Im protoplasmatischen Wandbelag und in den angeschnittenen Knotenpunkten der Protoplasmastränge liegen anormal abgelagerte Zystensubstanzmassen (*cy m*). *cy* Eigenzyste; *w cy* bindegewebige Wirtszyste. (1) S.-A. H. G. Apochr. Obj. 8 mm Proj. Ok. 2. Vergr. 90 : 1.

Fig. 2. Schnitt durch die Wandregion derselben Parasitenmasse mit protoplasmatischem Wandbelag, vegetativen Kernen (*k*), Eigenzyste (*cy*), Mißbildungen derselben (*cy m*) und bindegewebiger Wirtszyste (*w cy*). (1) S.-A. H. G. Apochr. Öl-Imm. 2 mm Proj. Ok. 2. Vergr. 500 : 1.

Fig. 3. Schnitt durch eine Parasitenmasse, deren Eigenzyste in Auflösung begriffen ist (*cy*). Sie liegt inmitten von fünf anderen noch deutliche Eigenzysten besitzenden Parasitenmassen. In diesen Zystenperlen (*cy p*). (3) F. H. Mikroplanare Serie Ia Nr. 1; 20 mm. Vergr. 38 : 1.

Fig. 4. Schnitt durch die Randpartien zweier großen Parasitenmassen, deren eine (*y*) noch eine Eigenzyste (*cy*) besitzt, während bei der anderen (*x*) die Eigenzyste aufgelöst ist, und die sekundären Protoplasmakörper (*pk*) teilweise in das Bindegewebe des Wirtskörpers ausgewandert sind. In der Randregion dieser Parasitenmasse finden sich auch unregelmäßige Ablagerungen von Zystensubstanz (*cy m*). (3) F. H. Apochr. Obj. 8 mm, Proj. Ok. 4. Vergr. 150 : 1.

Fig. 5. Schnitt durch die Wandregion einer Parasitenmasse ohne Eigenzyste. (das auch in Fig. 11 dargestellte Exemplar). Ein protoplasmatischer Wandbelag fehlt, und man sieht nur noch Reste der Eigenzystensubstanz (*cy*). *w cy*: bindegewebige Wirtszyste. (4) S.-A. H. Apochr. Öl-Imm. 2 mm, Proj. Ok. 2. Vergr. 500 : 1.

Fig. 6 u. 7. Stück eines Schnittes durch den Inhalt derselben Parasitenmasse in einiger Entfernung von der Peripherie: Gruppe von sekundären Protoplasmakörpern inmitten reifer Sporenmassen. (4) S.-A. H. G. Fig. 6: Apochr. Obj. 8 mm, Proj Ok. 4. Vergr. 250 : 1. Fig. 7: Apochr. Öl-Imm. 2 mm, Proj. Ok. 2. Vergr. 770 : 1.

Fig. 8. Sekundärer, noch sporenfreier Protoplasmakörper und isolierte ein- und zweikernige Sporen. (5) D.-A. S.-A. H. Apochr. Öl-Imm. 2 mm, Proj. Ok. 4. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 9. Sekundärer, sporenhaltiger Protoplasmakörper (*k* = vegetativer Kern) und isolierte ein- und zweikernige Sporen. (5) D.-A. S.-A. H. Apochr. Öl-Imm. 2 mm, Proj. Ok. 4. Vergr. 1500 : 1.

Fig. 10. Gasterosteus aculeatus L., welcher stark mit Nosema anomalum Monz. infiziert ist. (3) F. Goerz' Doppelanastigmat F : 6,8. Vergr. 1 : 1.

Fig. 11. Schnitt durch eine zystenlose Parasitenmasse. *w cy*: bindegewebige Wirtszyste. *cy*: geringfügige Reste der aufgelösten Eigenzyste. (4) S.-A. H. Mikroplanare Serie Ia Nr. 1, 20 mm. Vergr. 30 : 1.

Zeichnungen.

NB. Dieselben sind mit Ausnahme des Schemas, Fig. 147, meist mit Hilfe des Abbe-schen Zeichenapparates sämtlich unter Benutzung der Zeiss'schen Apochromat-Ölimmersion von 2 mm Brennw. (num. Ap. 1,30) und des Kompensationsokulars 18 in einer objektiven 2200fachen Vergrößerung dargestellt.[1]) Zeichnungen von Dauerpräparaten sind in denselben Farben wiedergegeben, mit denen die Originalpräparate gefärbt waren.

[1]) Die Fig. 5—109 meiner Arbeit über Thélohania mülleri sind, wie ich hier berichtigend bemerke, zwar bei 2250facher Vergrößerung gezeichnet, aber nur in einer objektiven ca. 1000fachen Vergrößerung wiedergegeben (cf. 1902 S. 270).

Fig. 12—29 beziehen sich auf Fall 1. S.-A. Schn. H. G.

Fig. 12. Unregelmäßig abgelagerte Zystensubstanz inmitten des Protoplasmas einer größeren Parasitenmasse.

Fig. 13. Vegetative Kerne einer kleinen Parasitenmasse.

Fig. 14. Vegetative Kerne auf drei verschiedenen Entwicklungsstadien aus einer kleineren Parasitenmasse.

Fig. 15 u. 16. Teilungsstadien der Sporonten aus dem protoplasmatischen Wandbelag einer größeren Parasitenmasse.

Fig. 17—20. Dieselben aus dem zentralen Hohlraum.

Fig. 21—23. Schnitte durch den protoplasmatischen Wandbelag einer größeren Parasitenmasse mit Eigenzyste (*cy*), Mißbildungen derselben (*cy m*), vegetativen Kernen (*k*), Sporonten auf verschiedenen Entwicklungsstadien (*sp*) und Sporen.

Fig. 24—28. Zerfallstadien der vegetativen Kerne aus derselben Parasitenmasse.

Fig. 29. In Sporonten zerfallener Protoplasmastrang derselben Parasitenmasse mit anliegenden großen Kernresten (*k*).

Fig. 30—34 beziehen sich auf Fall 3. F. Schn. H.

Fig. 30. Jugendliche Parasitenmasse (etwas geschrumpft) ohne Sporonten- und Sporenbildung. *cy*: Eigenzyste.

Fig. 31 u. 32. Schnitte durch den protoplasmatischen Wandbelag einer etwas älteren Parasitenmasse mit Eigenzyste (*cy*) und vegetativen Kernen (*k*).

Fig. 33. Schnitt durch den protoplasmatischen Wandbelag einer sehr alten Parasitenmasse mit Eigenzyste (*cy*), aber ohne vegetative Kerne.

Fig. 34. Ein kleines Exemplar der in Fig. 4 dargestellten sekundären sporenhaltigen Protoplasmakörper.

Fig. 35—103 beziehen sich auf Fall 4. S.-A. Aus Schnitten sind entnommen die Fig. 35—48, 98, 99, 102, 103, die übrigen aus Deckglasausstrichpräparaten.

Gefärbt mit H. sind 35—38, 65—70, 72—74, 80—88, 90, 92—96, 101, 102.

Gefärbt mit H. und G. sind 39—48, 89, 97—99, 103.

Gefärbt mit R.-Z. sind 49—64, 71, 75—79.

Gefärbt mit E.-H. sind 91, 100.

Fig. 35. Sekundärer Protoplasmakörper (einer Parasitenmasse ohne Eigenzyste) (cf. Fig. 6, 7 u. 11) mit Chromidialnetz.

Fig. 36 u. 37. Sekundäre Protoplasmakörper derselben Parasitenmasse mit sich neubildenden vegetativen Kernen.

Fig. 38—48. Dieselben mit verschiedenen Kernformen.

Fig. 49—55. Sekundäre Protoplasmakörper mit einzelnen oder zahlreichen Sporen und mannigfaltiger Anordnung der vegetativen Kernsubstanz.

Fig. 56 u. 57. Sporonten in Teilung.

Fig. 58—63. Protoplasmakörper mit unregelmäßig angeordneter Kernsubstanz (cf. Fig. 55).

Fig. 64—103. Sporen auf verschiedenen Entwicklungsstadien.

Fig. 104—129 beziehen sich auf Fall 5. S.-A. D.-A.

Gefärbt mit H. sind 104—116, 120—122, 124, 126, 129.

Gefärbt mit G. sind 117—119, 123, 125, 127, 128.

Fig. 104—108. Sekundäre, sporenfreie Protoplasmakörper.

Fig. 109—114. Dieselben mit beginnender und vollendeter Sporonten- und Sporenbildung.

Fig. 115—120. Sporonten in verschiedenen Teilungsstadien.

Fig. 121—129. Sporen in verschiedenen Entwicklungsstadien.

Fig. 130 u. 131. Reife, vierkernige Sporen des Falles 2.

Fig. 132—134. Reife Sporen (4) nach dem Leben.

Fig. 135 u. 136. Dieselben (5).

Fig. 137 u. 138. Unreife Sporen (5) nach dem Leben.

Fig. 139. Reife Spore (3) F. in Wasser.

Fig. 140. Reife Spore (3) nach längerem Liegen in F. und Alkohol; in Wasser.

Fig. 141—146. Reife Sporen mit ganz oder teilweise ausgeschnellten Polfäden nach Behandlung mit Jodwasser (4).

Fig. 147. Vermutliches Schema einer reifen Spore. Protoplasma rot, Kerne dunkelblau, Sporenhülle hellblau. Vergr. 7000:1.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Zwei parasitische Infusorien aus Discoglossus pictus.

Von

Dr. **Ludwig Cohn** (Greifswald).

(Hierzu Tafel IV.)

Aus dem Enddarme von Discoglossus pictus sammelte ich in größerer Anzahl zwei von diesem Fundort bereits bekannte Opalininen, Discophrya gigantea und Opalina intestinalis. Sie kamen vergesellschaftet mit einer Trichomonas-Art (ranarum?) und mit Nyctotherus cordiformis vor; unter vier untersuchten Fröschen waren alle mit der Opalina infiziert, während sich Disc. gigantea bei dreien fand. Zur entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung erwies sich Op. intestinalis immerhin noch brauchbarer, obgleich sie sich in der feuchten Kammer nur höchstens 48 Stunden hielt; Disc. gigantea bleibt zwar weit länger am Leben, führt aber im Hängetropfen selbst bei wochenlanger Beobachtung ein rein vegetatives Dasein, führt sogar hier die im Darm begonnene Teilung nicht zu Ende. Wenn ich also im folgenden einiges über die Vermehrung zusammenstellen kann, so geschieht es in der Hauptsache auf Grund der fertig vorgefundenen verschiedenen Stadien, die sich aber allerdings mit genügender Sicherheit ihrer Reihenfolge nach ordnen lassen.

Discophrya gigantea.

Disc. gigantea ist in ihrem äußeren Habitus genügend bekannt, unterscheidet sich hierin ja auch nur wenig von Disc. planariarum. Bemerkenswert ist nur die, wenn auch bloß bei der Bewegung kenntliche, Differenzierung in der Bewimperung. Die

Cilien schlagen durchaus nicht immer am ganzen Körper, was nur bei in rascher Progression begriffenen Tieren der Fall ist. Bei langsamer Schwimmbewegung flimmert nur die vordere Körperhälfte, deren Cilien dafür auch beim ruhenden Tiere nie stillstehen; die Cilien am hinteren Körperende liegen dann der Pellikula längs an. Auch im Saugorgan sind sie, solange das Tier lebt, in Bewegung, und zwar erfolgt die Bewegung vom äußeren Rande nach einem Punkte hin, der in der Mittellinie wenig vor dem Hinterrande des Saugorgans liegt. Im letzteren ist die Flimmerbewegung dabei langsamer als an der Körperoberfläche; wenn sich solche Geschwindigkeiten auch nur sehr annähend schätzen lassen, so möchte ich das Verhältnis etwa wie 1 : 2 schätzen. Auch sind die Cilien im Saugorgan, wenn auch nicht länger, so doch entschieden derber, als die der Körperoberfläche. Das lebenskräftige Tier benutzte seinen Saugapparat selten und nur vorübergehend zur Anheftung, doch starben endlich alle Exemplare an die Glaswand oder an Gewebefetzen angesaugt.

Der Makronukleus der Disc. gigantea bildet, wie der der anderen Arten der Genus, bekanntlich unter den einkernigen Opalininen die Ausnahme, daß er im Verhältnis zur Körpergröße klein bleibt. Er ist immer langoval mit breit abgerundeten Enden, doch wechselt sein Verhältnis von Länge zu Breite bedeutend; ich maß als Extreme im ruhenden Zustande 0,36 : 0,085 und 0,31 : 098 mm. Bei der überwiegenden Mehrheit der eben dem Darme entnommenen Exemplare liegt er ganz weit vorn, wenig hinter dem Saugorgan, hinter welchem er manchmal noch vorreicht, und in der Längsachse. Wenn er weiter hinten lag, so stand das immer mit Teilungserscheinungen oder der Vorbereitung zu solchen in Verbindung. Auf welche Weise solche Verlagerungen des Kernes stattfinden, ist mir nicht klar geworden. Plasmastörungen sind kaum das Agens, da ich sie vielfach sehr lebhaft um den völlig unbeweglichen Kern herum sah; selbst starke Deformationen des Vorderendes, wie sie beim schnell schwimmenden Individuum beim Auftreffen auf ein Hindernis vorkommen, konnten den Kern nicht aus seiner Lage bringen, — er muß also irgendwie befestigt sein, — vielleicht sind die Plasmafäden, die zum Boden des Saugorganes ziehen, daran beteiligt. Eine Kontraktilität des ganzen Körpers ist nicht vorhanden; veränderlich ist nur die Tiefe des Saugorganes, an welchem sich die von der Rückenfläche heraustretenden Fäden anheften, — Fäden, die am lebenden Tiere gut sichtbar und wohl nur der Ausdruck einer geradlinigen Anordnung der Plasmaalveolen sind.

Der Kern, der im lebenden Zustand ein ganz gleichmäßig granuliertes Aussehen hat und stets heller durchs Plasma schimmert hat einen recht komplizierten, deutlich alveolären Bau, wie stark mit Hämatoxylin gefärbte und dann mit Salzsäure-Alkohol differenzierte Tiere zeigen. Seine Masse bildet ein stark sich tingierendes, grob leistenförmiges Netzwerk, das die einzelnen Alveolen umgrenzt. Im Innern dieser einzelnen Höhlungen liegt dann je ein einzelnes Kernkörperchen, das den Hohlraum lange nicht ausfüllt. Eine gemeinsame Kernmembran konnte ich nicht nachweisen; die äußere Umgrenzung schien vielmehr von der gleichen Netzsubstanz gebildet, ist auch nicht immer ganz geradlinig. Ein solcher Bau erinnert lebhaft an die dunkler färbbaren Stellen in den Kernen anderer Infusorien, die Bütschli (1887—89 S. 1510) allgemein für „lokale Verdichtungen des Kerninhaltes" halten möchte. Im Anschlusse an die Beschreibung solcher dichterer Stellen im Kerne von Paramaecium bursaria bemerkt er: „Ähnlich den Verhältnissen von P. bursaria erscheint zuweilen der Nukleus von Holophrya discolor (Lieberkühn, uned. Tafeln), Frontonia acuminata (Lieberkühn) und Discophrya planariarum (Lieberkühn). Auch die von Aimé Schneider für Anoplophrya branchiarum beschriebenen größeren oder kleineren und verschieden zahlreichen Binnenkörper gehören wohl sicher hierher," — also unter die Verdichtungen, welche sich vom umgebenden Inhalt nur durch die engeren Waben unterscheiden. Wenn ich auch annehme, daß die Kerneinschlüsse von Disc. gigantea mit denen von Disc. planariarum gleicher Natur sein werden, so kann ich mich für die von mir untersuchte Art dieser Deutung nicht anschließen. Es liegen hier keine Verdichtungen vor, sondern geradezu Einschlüsse, in einem wohl mit Flüssigkeit gefüllten Hohlraume; ihrer Natur nach sind sie von dem Netzwerk verschieden. Viel eher könnten auch hier, wie Bütschli es selbst für die Kerneinschlüsse der Actinobolus, Stephanopogon und Dysteria tut, die seltsamen Kerneinschlüsse, die namentlich bei den Oxytrichinen so gut entwickelt sind, zum Vergleiche herangezogen werden, wenn es mir auch an dem zu anderen Zwecken stark gefärbten Material nicht gelang, einen vakuolenartigen Hohlraum im Innern der Einschlußkörper aufzufinden. Vielleicht stehen die letzteren mit einer Eigenschaft des Nukleus in Zusammenhang, auf die ich weiter unten zurückkomme.

Über den Mikronukleus konnte ich, trotzdem ich ihn auffand, zu keinem endgültigen Resultate kommen. Bei zweien der einkernigen Opalininen, Hoplitophrya falcifera und Anoplo-

phrya branchiarum sind ja Mikronuklei nachgewiesen, so daß Bütschli (l. c. S. 1517) meint, diese Befunde gestatten wohl „den sicheren Schluß, daß bei allen mit einfachem MaN. versehenen Opalininen Mikronuklei vorhanden sind.“ Daß auch Disc. gigantea einen solchen, und zwar von gar nicht geringen Dimensionen, besitzen kann, konnte ich bei Teilungsstadien nachweisen, was bei Besprechung derselben erörtert werden soll; bei dem rein vegetativen Stadium ist aber neben dem großen Kerne keine Spur eines Mikronukleus nachzuweisen, während er bei seiner bedeutenden Größe, die er bei der Teilung hat, besonders im gefärbten Präparat unmöglich entgehen kann. Ich kann hier in bezug auf dies Dilemma nur auf meine Schlußbetrachtungen über die Kernverhältnisse der Opalinineu im allgemeinen verweisen.

Unsicherheit bestand bisher über die Genese des Längskanales, welcher bei Discophrya die zahlreichen kontraktilen Vakuolen anderer Opalininen vertritt. Eine diesbezügliche Zusammenstellung der Literaturangaben findet sich bei Bütschli (l. c. S. 1437—38). Meist zieht der Kanal in gerader oder wenig geschlängelter Linie hin, vorn und hinten die Körperenden fast erreichend; gelegentlich ist die Schlängelung aber sehr stark und kann bis zur Schleifenbildung gehen (Fig. 2), was weder auf den Füllungszustand, noch bei der Starrheit des ganzen Körpers, auf Kontraktionserscheinungen sich zurückführen läßt. Es ist nun die Frage, ob der Kanal eine einheitliche Bildung ist, oder aus einer Reihe aneinander gelagerter Vakuolen entstand. Bütschli schreibt hierüber, für die letztere Annahme spreche „namentlich Claparède's Angabe (1858), daß das Längsgefäß des Hoplitophrya recurva sich zuweilen in eine Reihe von Vakuolen zerschnüre, eine Wahrnehmung, die wahrscheinlich in umgekehrtem Sinne zu deuten ist. Ferner dürfen wir auch Balbiani's (1885) Beobachtung anführen, daß bei Anoplophrya branchiarum zuweilen zwei benachbarte Vakuolen der Längsreihe „eine Zeitlang“ kommunizieren. Ich kann dies nur darauf beziehen, daß gelegentlich schon einzelne benachbarte Vakuolen zusammenfließen, nicht jedoch, daß sich die zeitweise vereinigten etwa wieder trennten. Ebenso dürfte sich die birnförmige Gestalt der in Bildung begriffenen Vakuolen wohl auf ihre Entstehung aus Verschmelzung mehrerer beziehen lassen.“ Die Entleerungsweise der Kanalvaknole, welche von beiden Seiten gleichmäßig zusammenfalle, bis sie schließlich ganz verschwinde, bedinge die Anwesenheit zahlreicher Poren, die als Poren der ursprünglich zahlreichen Einzelvakuolen (oder doch einer Zahl derselben) zu betrachten wären. Indem Bütschli dann

noch bemerkt, daß Maupas (1879) bei Disc. gigantea 7—8 solcher in einer Reihe gelegener Poren von 3 μ Länge nachgewiesen habe, schließt er: „auch diese Beobachtnng spricht entschieden dafür, daß der Kanal der D. gigantea der Längsreihe gesonderter Vakuolen anderer Opalininen entsprechen dürfte." Über Disc. gigantea war aber dies bisher nur als Annahme möglich, denn es fehlten „genanere Mitteiluugen über Füllung resp. Entstehnng des Kanals von D. gigantea; Maupas ging sogar noch 1879 von der Ansicht aus, daß er sich von außen fülle, was jedenfalls unrichtig ist. Eine zweite mögliche Auffassnng des sog. Kanals der D. gigantea wäre: denselben als eine Art Reservoir zu betrachten, in welchen sich ähnlich wie bei den Vorticellinen die eigentlichen Vakuolen ergössen; doch halte ich dies für unwahrscheinlich."

Meine Beobachtungen an lebenden Exemplaren zeigten mir nun, daß Bütschli mit seiner Annahme, es handle sich hier nm das Zusammenfließen einer Längsreihe von Vakuolen, vollständig im Rechte war. Diese Einzelvakuolen selbst entstehen durch den Zusammenfluß von reihenförmig angeordneten Bildnngsvakuolen. An Tieren, die seit einigen Tagen in der feuchten Kammer gelebt haben und deren Plasma, wohl ans Nahrungsmangel, heller geworden ist, läßt sich die ganze Entstehungsgeschichte des Exkretionskanales ohne Mühe bei stärkerer Vergrößerung verfolgen.

Znr Frage über die Wandung des Kanals kann ich mich der zweiten Anffassnng von Maupas (1883) anschließen: eine Membran ist nicht vorhanden; der Hohlraum bildet sich innerhalb eines feiner granulierten, doch ohne bestimmte Grenze in die Umgebung übergehenden Plasma, wenn auch stets strikte an derselben Stelle. Die Poren, welche Maupas gesehen hat, konnte ich nicht wiederfinden, doch sind sie, wie aus dem Folgenden mit Sicherheit folgt, zweifellos vorhanden und zwar auch in der oben genannten Zahl. Die Entleerung erfolgt aber nicht, wie bei den anderen Opalininen mit Exkretionskanal, durch gleichmäßiges Zusammenfallen der Wände in der ganzen Länge desselben, beginnt vielmehr stets an dem einen Ende (wechselnd vorn oder hinten), um dann nach dem anderen Ende hin langsam fortschreiten. Sobald die Entleerung bis znm anderen Ende fortgeschritten ist, hat an dem Ende, wo der Zusammenfall begann, bereits weder die Neubildung, die ebenso langsam vorrückt, begonnen.

Verfolgen wir einen Bildnngszyklus des Kanals, wie er sich unverändert wochenlang an den Tieren zeigte. Fig. 8 zeigt das erste Stadium der Füllnng des Kanals. Es treten innerhalb der

helleren Plasmalinie, welche die Lage des eben verschwundenen Kanals kennzeichnet, äußerst feine runde Tröpfchen auf, — die Bildungsvakuolen. Sie liegen in nicht ganz gleichen Abständen von einander und wachsen langsam an. Dann sieht man ruckweise eine Serie derselben zusammenfließen, und es entstehen auf diese Weise langgestreckte Lakunen, deren Breite noch nicht der vollen Kanalfüllung entspricht. An dem Zeitpunkte, wo am Bildungsende die Lakunen bereits zustande gekommen sind, ist gewöhnlich am anderen die Entleerung soeben erst beendet. Verfolgt man die Bildungsvakuolen und deren Zusammenfließen progressiv dorthin, so kann man feststellen, daß es im ganzen 7—8—9 Lakunen sind, die auf diese Weise entstehen, — das wären also die eigentlichen primären Vakuolen der Längsreihe, weshalb ich eben die oben zitierte Angabe von Maupas, betreffend die Zahl der Poren, als zutreffend annehme. Während nun diese Lakunen (Vakuolen) allmählich an Breite zunehmen, bilden sich anfangs enge, dann langsam sich erweiternde Spalten zwischen ihnen, von der Bildungsstelle zum anderen Ende fortschreitend; es resultiert erst eine perlschnurartige Kette, dann, durch Erweiterung der Verbindungsstücke, ein gleichmäßig weiter Gang, der nun noch weiter durch Flüssigkeitsaufnahme sich in die Breite dehnt. Nachdem das Maximum erreicht ist, tritt für kurze Zeit Stillstand ein, — dann schreitet der Gang, von dem einen Ende beginnend, zur Entleerung (die Richtung wechselt ganz unregelmäßig). Es entleeren sich nacheinander die einzelnen Vakuolen, wobei die nächste mit der Kontraktion beginnt, während die benachbarte noch nicht ganz kollabiert ist. Jede einzelne Vakuole kontrahiert sich von ihren beiden Enden her durch die ihr zukommende Öffnung, so daß hierbei die Zusammensetzung des Ganges aus Einzelvakuolen wieder ebenso deutlich zum Ausdruck kommt, wie bei der Füllung. Die Entleerung ist hierbei keine stoßweise, sondern eine langsame und andauernde. Nach einer kurzen Pause treten dann an dem zuerst entleerten Ende die Bildungsvakuolen auf, so daß der Richtungswechsel von der Entleerungsrichtung abhängt, während die Füllungsrichtung vorausbestimmt ist.

Der ganze Zyklus von Entleerung zu Entleerung dauert (am Tage) 10—13 Minuten. Bei Gasglühlicht-Beleuchtung, welche auf die Tiere überhaupt durch ihre höhere Intensität eine deutliche Reizwirkung ausübt, beschleunigt sich der Vorgang um 1—2 Minuten. Diese Reizung durch höhere Lichtintensität scheint übrigens allen parasitischen Infusorien aus dem Froschdarm eigen zu sein. Ich hielt die feuchten Kammern dauernd im Dunkeln; brachte ich sie

am Tage unters Mikroskop, so sah ich gleich die meist in Haufen zusammengedrängten Op. intestinalis durcheinander drängen und auseinander schwimmen. Bei Nyctotherus cordiformis wieder beobachtete ich eine Beschleunigung der Pulsationen an der kontraktilen Vakuole bei Gasglühlicht gegenüber der Frequenz bei Tagesbeleuchtung, — genau wie bei Disc. gigantea. Ganz normal, wie sie im dunklen Froschdarm ist, wird also auch die oben angegebene Frequenz bei Tageslicht für Disc. gigantea nicht sein, sondern bereits erhöht. Ist schon ein Zeitraum von 13 Minuten lang genug, so würde Disc. gigantea alsdann noch mehr zur Bestätigung der Regel dienen können, daß die Frequenz der Vakuolenentleerung bei parasitischen Infusorien (ebenso wie bei den marinen) eine geringe ist im Vergleich mit derjenigen freilebender Süßwasserarten.

Die Verteilung der Gesamtzeit auf die einzelnen Phasen ist, wie ich einer notierten Beobachtungsreihe entnehme, die folgende:

Vormittags 11 h 51 m Entleerung am Vorderende.
11 h 53 m Auftreten der Bildungsvakuolen daselbst.
11 h 55 m Die Bildungsvakuolen des Vorderendes fließen zu Lakunen zusammen.
11 h 57 m Homogener Schlauch im ganzen Tier, doch noch nicht maximale Füllung.
12 h 3 m Entleerung am Vorderende (Beginn).

Betreffend die Vermehrung von Disc. gigantea kann ich nur über die Teilung in beweglichem Zustand Angaben machen, da, wie gesagt, die Tiere in der feuchten Kammer weder in Ruhezustände übergingen, noch zur Kopulation schritten, trotzdem ich sie wochenlang beobachtete. Und auch die Teilung konnte ich nur durch Nebeneinanderstellung fertig gefundener Stadien verfolgen, da in der Kammer weiter vorgeschrittene Teilungsstadien unverändert blieben, frühe sogar zurückgebildet wurden. Es herrschte im kleinen Tropfen jedenfalls bald Nahrungsmangel, wie auch das Hellerwerden der Tiere beweist, so daß Teilungserscheinungen, die ja eine Begleiterscheinung des Prosperierens sind, nicht auftreten konnten.

Als Einleitung des Teilungsaktes ist ein Hinabwandern des Kernes in die hintere Körperhälfte anzusehen. Der Kern stellt sich so ein, daß die später durch den Plasmakörper durchschneidende Furche auch ihn halbiert. Über die zur Kettenbildung führenden Teilungen hat Bütschli (l. c. p. 1578—79) das bisher Bekannte zusammengestellt, so daß ich mich auf seine Ausführungen beziehen kann. Er betrachtet die Teilungen bei den verschiedenen langgestreckten

und Ketten bildenden Opalininen nicht für gleichwertig. Bei Anoplophrya, Benedenia und Hoplitophrya spricht er sie als „typische Knospung" an, bei Disc. gigantea hingegen bemerkt er, da ihre Glieder (bis zu 8) ziemlich gleich groß sein sollen: „Kettenbildnng kann aber .... auch das Resultat einfacher Querteilung sein." Ich glaube nicht, daß die Unterscheidung aufrecht zu erhalten ist. Einerseits fand ich Exemplare wie in Fig. 3, wo durch die Durchschnürung zwei etwa gleich große Individuen entstanden, andererseits aber auch Formen wie in Fig. 4, welche eine ganz massenungleiche Teilung, i. e. Knospung, wie bei den zitierten anderen Genera, aufwiesen. Dann aber kann auch das bei der ersten Teilung größer bleibende Vorderende durch weitere Abschnürungen sich so verkleinern, daß es den „Knospen" an Größe nicht mehr überlegen ist, wie in Fig. 6 und 7, — denn wenn wir von der modifizierten, nicht teilungsfähigen Saugorganstrecke absehen, haben wir hier gleichlange Glieder. Ich würde daher auch für Disc. gigantea die Kettenbildung so auffassen, dass sie nach gleichem Prinzip, wie bei den anderen langgestreckten Opalininen vor sich geht, da hier Knospung und Teilung wirklich nicht streng voneinander geschieden werden können und einfach miteinander abwechseln. Der geringe Größenunterschied an sich zwischen den beiden Teilstrecken genügt, meines Erachtens, nicht zur Definition einer echten Knospung. Knospung ist erst eingetreten, wenn 1. das abgetrennte Stück das kleinere ist, 2. seine Längsachse einen Winkel zur Längsachse des Muttertieres bildet, — was hier nicht der Fall ist. Erst bei Anwendung dieser beiden Kriterien ist eine reine Scheidung zwischen Teilung und Knospung möglich.

Auf welche Weise die Ketten der Disc. gigantea zustande kommen, zeigt die Reihe meiner Abbildungen. Es standen sich hierüber zwei Meinungen entgegen: Maupas führte die Entstehung der Ketten auf sukzessive Zweiteilung zurück, während Everts (1879) simultane Teilung in mehrere Sprößlinge für wahrscheinlich hält. Meine Abbildungen zeigen, daß Maupas recht hat. Fig. 7 gibt auch eine Antwort auf die bisher strittige Frage, ob die „Knospen" weiterer Teilung fähig sind oder nur vom Vorderende her vermehrt werden: die Knospen teilen sich weiter. Die größte Zahl von Gliedern, die ich an einer Kette beobachtete, war 6, doch sollen auch 8 Glieder vorkommen.

Nachdem das erste, hintere Individuum abgeschnürt ist, bleibt der Kern des vorderen nahe der Teilungsstelle liegen, ohne an seine frühere Stelle am Saugorgan zurückzukehren; er bereitet bereits die

nächste Teilung des Vorderendes vor, — doch tritt das abgeschnürte Individuum früher in die nächste Teilung ein, als das Vorderende, und hat sie auch früher beendet (Fig. 4 und 5). So sind daher auch in Fig. 7 die beiden aus der Teilung der ersten hinteren Knospe entstandenen Glieder bereits in die tertiäre Teilung eingetreten, während das Vorderende eben erst sein zweites Teilstück, das noch unverändert ist, abgeschnürt hat.

Wenn ich über die Kernverhältnisse auch nur zum Teil ins Klare kommen konnte, so ist doch das eine sicher, daß auch hier keine einfache Durchschnürung des Kernes bei der Teilung vorliegt, sondern eine tiefgehende Umwandlung der ganzen Kernsubstanz damit Hand in Hand geht. Bei seiner Einstellung in die Teilungsebene weist der Kern noch die Struktur des Ruhezustandes auf (s. oben), kehrt auch nach der Teilung wieder in ihn zurück, wie aus Fig. 5 ersichtlich ist.[1]) Während der Teilung aber geht seine differente Struktur in eine gleichmäßige über. In den sich teilenden Kernen ist keine Spur mehr von dem wabigen Bau und den charakteristischen Kerneinschlüssen zu sehen: die letzteren sind in der übrigen Masse aufgegangen, wenn ich auch nicht angeben kann, ob die chromatische Substanz dann auch hier die Form eines aufgeknäuelten Fadens angenommen hat. In Fig. 4 sehen wir dann das nächste Stadium, welches bereits einen Übergang zum different gebauten Kerne zeigt. Die Trennung der beiden Kernhälften ist fast ganz durchgeführt; sie hängen nur noch durch einen dünnen Faden zusammen, der in der Abbildung verhältnismäßig zu dick geraten ist. In der hinteren Hälfte zeigt der Kern dabei noch eine homogene dunkle Färbung, — in der vorderen hingegen sehen wir einen am hinteren Rande verdickten Ring einer sehr intensiv (mit Hämatoxylin) gefärbten Substanz, in dessen Innerem eine Kugel einer schwächer, aber immerhin deutlich kernmäßig gefärbten Masse liegt. Ich möchte die allerdings noch unbewiesene Annahme aussprechen, daß diese Sonderung bereits den beiden Substanzen des fertigen, ruhenden Kernes entsprechen: der Netzsubstanz und den stärker tingierbaren Kerneinschlüssen. Für mehr als eine Vermutung möchte ich dieses aber nicht ausgeben.

Seltsam ist das Verhalten des Mikronukleus: man bekommt ihn nur während und nach den Teilungen, solange der Kern noch nicht

[1]) Bei Individuen, die mit bereits eingestelltem Kerne in die abnormen Verhältnisse der feuchten Kammer kamen, wanderte er daher einfach wieder nach dem Vorderende in seine Ruhestellung zurück.

in den Ruhezustand zurückgekehrt ist, zu Gesicht. In meinen Abbildungen ist er nur auf Fig. 6 und 7 zu sehen, doch habe ich ihn unter solchen Verhältnissen häufiger aufgefunden, konnte ihn mehrfach in mehreren Gliedern einer Kette zugleich sehen. Er liegt dann im Plasma vom Makronukleus verschieden weit entfernt, doch nie ihm anliegend, als stark färbbares kugliges Körperchen, das sich dem Hämatoxylin gegenüber wie die stärkst färbbaren Teile des ruhenden Kernes verhält. Über die mir einzig möglich scheinende Deutung dieser seltsamen Unmöglichkeit, den Mikronukleus in den Individuen zu sehen, wenn sie sich nicht teilen, sich die Schlußbemerkungen dieses Aufsatzes.

Solange die Teilstücke einer Kette noch selbst weiter in Teilung begriffen sind, bilden sie das fürs erwachsene Tier charakteristische Saugorgan nicht aus. Nur ein einziges Mal fand ich an einer Kette von vier Individuen (Fig. 5) das dritte (dessen Vorderende also durch die allererste Durchschnürung des Muttertieres entstand) mit einem noch wenig vertieften Saugorgan versehen, das sich dabei auch deutlich als nicht der Bauchfläche, sondern der Seitenfläche angehörig kennzeichnete.

Die Einheitlichkeit des Exkretionskanals bleibt in den Ketten sehr lange erhalten. Der Kanal teilt sich erst, wenn die Durchschnürung des Plasmakörpers bereits sehr weit vorgeschritten ist, und hört erst dann auf, sich einheitlich zu füllen und zu entleeren. Ich beobachtete die Pulsationen an Ketten von vier Individuen, die unter meinem Material die ganz überwiegende Mehrheit bildeten — ungerade Zahlen fand ich nie; waren es drei, so hatte das Vorderstück wenigstens schon einen deutlichen Ansatz zur Teilung, und aus dem Viererstadium geht, wie Fig. 7 zeigt, das Stadium mit sechs Individuen durch simultane Teilung zweier Teilstücke hervor, — nach der eingetretenen Teilung des Exkretionskanals sah ich, daß die einzelnen Teilkanäle nicht mehr synchronisch arbeiteten, was sich aus dem verschiedenen Verhältnis zwischen Körpermasse und dem maximalen Kanallumen der einzelnen Teile erklären läßt. In den Teilstücken einer Kette blieb der Kanal übrigens nie geradlinig, sondern zeigte an beiden Enden eine Abknickung, die vorn und hinten um den Kern herumgriff.

Frei schwimmend fanden sich im Darminhalt als jüngste Individuen kleine Teilstücke, die der Größe nach etwa einem Gliede einer sechsgliedrigen Kette entsprachen, vielleicht auch etwas kleiner waren, also von einem mir nicht zu Gesicht gekommenen achtgliedrigen Endstadium ihren Ursprung genommen haben mögen. Ein

Saugorgan war an diesen fast kugligen kleinen Diskophryen noch nicht vorhanden. Der Kern hatte genau denselben Bau, wie bei erwachsenen Individuen.

Opalina intestinalis (Ehrbg sp.) Stein.

Viel empfindlicher gegen einen Wechsel des Mediums als Disc. gigantea ist Op. intestinalis, die ich ebenfalls in größeren Mengen in Discoglossus pictus fand. Sie geht selbst in mehrfach durchlüfteter feuchter Kammer viel früher zugrunde; die Aufhellung ihres Plasmas als Hungererscheinung tritt bedeutend rascher — schon nach 24 Stunden — ein, und über 48 Stunden blieb mir keine am Leben. Teilungen ging sie nicht ein; doch konnte ich immerhin etwas von ihrer Entwicklung feststellen und verdanke dem Zufall hauptsächlich die Möglichkeit, die erste zweifellose Konjugation unter den Opalinen zu beschreiben.

Auch hier brauche ich von Körperform, Streifung etc. nicht viel zu sagen, da ja sogar ganz gute Abbildungen von Zeller (1870) vorliegen. In ihren Bewegungen unterscheidet sich Op. intestinalis bedeutend von Op. ranarum. Ihr Schwimmen ist mehr ein Kriechen, etwa wie bei den Turbellarien; nie beobachtet man die bei Op. ranarum gewöhnliche Drehung um die Längsachse bei voll ausgebreiteten Tieren. Doch ist das Tier nicht immer flach, wie jenes. Voll ausgebreitet ist Op. intestinalis hinten breit abgestutzt, so daß es lang dreieckig erscheint (Fig. 9), doch schlägt es meist die Seitenränder ein, hinten mehr als vorne, so daß die Mehrzahl der Individuen hinten zugespitzt ist. Sobald sie sich nicht mehr wohl in der neuen Umgebung fühlen, sieht man die Tiere den Körper auch spiralig aufrollen; er bildet dabei 6—8 Umgänge, so daß man den Rand der Falten als zwei sich kreuzende Spiralsysteme sieht, — ein Bild, das anfangs nicht leicht zu deuten ist. Im Hängetropfen sind die einzelnen Individuen leicht zu verfolgen und wiederzufinden, da sie die Gewohnheit haben, das Hinterende leicht seitlich abzubiegen; dieses dient dann als Steuer, so daß sie sich stundenlang in engem Kreise herumdrehen. Spiralig aufgerollt zeigen sie auch eine rotierende Bewegung an derselben Stelle um ihre Längsachse. Ich habe solches Rotieren in loco bei zwei Exemplaren während 24 Stunden beobachtet, — und es war nicht etwa eine präletale Erscheinung, da sie sich endlich doch wieder munter fortmachten.

Im frischen Tiere, so wie es eben dem Darme entnommen ist, ist wegen der starken Granulation des Plasma der Kern wenig zu

sehen; meist sieht man nur die Kerneinschlüsse als helle Punkte durch das Plasma glänzen. Hellen sich die Tiere aber erst, wie erwähnt, aus Nahrungsmangel auf, so ist auch die Kernmembran sowie der beide Kernhälften verbindende Faden deutlich zu sehen. Wohl eins der schönsten Objekte zur Demonstration der Wabenstruktur des Plasma sind solche hungernde Infusorien, bei denen die stark lichtbrechenden, das ganze Plasma sonst füllenden Körnchen verschwunden sind. Man sieht deutlich eine Verengerung der Wabenzellen nach den Rändern zu, sowie auch in der Umgebung des Doppelkernes, sieht auch kleine Einschlußkörner des Plasma, die bis zum Schluß erhalten bleiben, mit aller wünschenswerten Deutlichkeit in den Knotenpunkten des Wabennetzwerkes liegen.

Der Kern besteht bekanntlich aus zwei Teilen, die durch einen recht langen Faden miteinander verbunden sind. Der letztere nimmt nur sehr schwer Farbe an, und auch am Kern selbst färben sich vornehmlich die Einschlußkörperchen, die meist nicht zentral in dem als helles Bläschen erscheinenden Teilkerne liegen, sondern dem breiten Rande des birnförmigen Bläschens angelagert erscheinen. Vielfach fiel es mir auf, daß beide Kernhälften nicht ganz gleichartig aussehen. Die eine, welche meist auch mehr Einschlüsse zu enthalten scheint, hat ein spitzes, ausgezogenes, mediales (mit dem Verbindungsfaden zusammenhängendes) Ende. Das bei den Teilungserscheinungen nur eine der Kernhälften in Tätigkeit tritt, kommt weiter unten zur Sprache; ob es aber stets die eine der beiden ist, oder ob beide dazu fähig sind, läßt sich nicht entscheiden. Der Doppelkern liegt, solange keine Teilungen beabsichtigt sind, stets weit nach vorne, im vordersten Körperdrittel.

Wie auch a priori anzunehmen war, besitzen die jüngsten Stadien nur einen einzelnen, noch ungeteilten Kern. Es sind gestreckt-ovale Infusorien mit breit abgerundeten Enden und einem kleinen bläschenförmigen Nukleus etwa in der Mitte der Körperlänge, dessen chromatische Substanz im Ringe um den hellen Mittelraum angesammelt ist (Fig. 11 a). Die sämtlich bei derselben Vergrößerung gezeichneten Abbildungen 11 a, b und 12 a—d zeigen die Fortschritte der Kernentwicklung parallel der Größenzunahme des Infusors. Fig. 12 a und b zeigen die nächsten Stadien. In dem schon etwas größeren Tiere hat der Kern seine bläschenförmige Gestalt verloren; die chromatische Substanz hat sich in 12 a in einen kompakten Ballen zusammengezogen, — da dies der Vorläufer einer Teilung ist, wird sie wohl Knäuelstruktur haben, doch konnte ich dies nicht sehen. Fig. 12 b zeigt, daß hierauf eine Teilung der Kernsubstanz eintritt;

und deutlich tritt hier neben den Hauptkernmassen ein kleines rundes Körperchen auf, das zwischen den Kernhälften liegt und sehr stark Farbe aufnimmt. Über seine Bedeutung später. In Fig. 12c und d ist dieses Körperchen verschwunden. Bei zunehmender Größe des Infusors haben die Kernhälften, die früher unregelmäßig konturiert waren, rundliche Form angenommen; in c liegen sie noch dicht beieinander, — in d sind sie bereits voneinander weit abgerückt und der Verbindungsfaden ist schwach zu sehen. Wie dann die Umwandlung der noch kompakten Kernhälften bei weiterem Wachstum zum fertigen Tiere (Fig. 11 h) in den bläschenförmigen Kern vor sich geht, wie das Chromatin nach dem Rande der Bläschen wandert, habe ich nicht konstatieren können, da ich keine Zwischenstadien fand. Die genannten Umwandlungen des Kerns habe ich ja auch nicht an einem einzelnen Individuum durch verfolgt; die Stadien sind nach Zeichnungen verschiedener Exemplare zusammengestellt. Doch ist, meines Erachtens, die parallel verlaufende Größenzunahme der Tiere ein genügender Beweis, daß die einzelnen Stadien eben in der Reihenfolge aneinander zu ordnen sind, wie ich es getan habe. Nie finden sich kleinere Exemplare mit Doppelkern, nie erwachsene mit kompaktem Einzelkern usw.

Teilungsstadien vermißte ich in meinem Material. Die einzige Andeutung habe ich in Fig. 10 (nach frischem Material gezeichnet) wiedergegeben: eine Opaline von recht bedeutender Größe, wie sie, wenn auch seltener, so doch nicht vereinzelt vorkam, die aber vier Kerne, d. h. zwei Kernpaare besaß; die Verbindungsfäden waren leider nicht zu unterscheiden. Auch Zeller bildet ein solches Stadium ab, oder vielmehr ein etwas früheres, wo sich beide Kernhälften eben erst hantelförmig eingeschnürt haben, so daß bald ein Bild wie das meine entstehen mußte. Er deutet es auch als Längsteilungszustand und gibt eine Einkerbung am breiteren Körperende als Andeutung einer bevorstehenden Teilung wieder. Bütschli, der überhaupt an Längsteilungen nicht recht glauben will, bemerkt dazu in der Tafelerklärung zu Taf. LXV: „angeblicher Längsteilungszustand; jedenfalls Konjugation.“ Hier irrt er, denn die Konjugation sieht, wie ich weiterhin nachzuweisen in der Lage bin, ganz anders aus. Ein Teilungszustand ist es jedenfalls, — ob aber gerade eine Längsteilung bevorsteht, scheint mir immerhin nicht erwiesen, da solche Einkerbungen auch an sonst normalen Tieren auftreten. Andererseits halte ich aber eine Längsteilung durchaus nicht für ausgeschlossen oder auch nur für eine solche Seltenheit unter den Opalinen, daß ich deshalb veranlaßt wäre, Zellers Deutung

anzuzweifeln. Auch hierfür waren Andeutungen schon bekannt, wurden von Bütschli aber konstant als wahrscheinliche Konjugationen umgedeutet. Zeller war es ebenfalls, der eine Op. ranarum mit parallel zur Streifung einschneidender Furche abbildete; Bütschli reproduziert die Figur, bemerkt aber dabei: „angeblich schiefe Teilung nach Zeller; höchst wahrscheinlich Konjugationszustand." Schiefe Teilung ist hier eigentlich nicht der richtige Ausdruck, denn die Furchung geht genau parallel der Streifung, und man könnte also nur von Längsteilungszustand sprechen. Und meine Fig. 18 gibt nun, glaube ich, den unumstößlichen Beweis, daß eine solche Längsteilung bei Op. ranarum vorkommen kann, wenn sie auch immerhin eine Seltenheit ist, so daß ich unter sehr zahlreichen Teilungsstadien aus einem Froschdarme nur ein einziges solches Exemplar isolierte; vielleicht ist sie sogar anormal, — doch kommt sie vor. Die Teilungslinie verläuft parallel der Streifung, — daß aber hier keine Konjugation, keine Verschmelzung zweier Individuen vorliegt, dafür spricht klar, daß die Streifung an dem einen Ende, wo die Furche noch nicht durchgeschnitten hat, von der einen Hälfte ununterbrochen auf die andere übergeht, was ja bei einer Konjugation ein Ding der Unmöglichkeit wäre.[1])

Wenn die Op. intestinalis unter den ungünstigen Verhältnissen im Hängetropfen nicht zur Teilung schritt, so zeigte sie da-

[1]) Bei dieser Gelegenheit möchte ich gleich noch eines merkwürdigen Fundes unter den Opalinen derselben Rana temporaria Erwähnung tun, der in Fig. 19 abgebildet ist. Der Form nach könnte man das Exemplar sowohl für ein Doppeltier, wie für ein eingerissenes Einzeltier halten, denn am eingerissenen Rande können sehr wohl auf vegetativem Wege neue Wimpern entstehen. Seltsam aber ist, daß die Streifung auf beiden Hälften verschieden verläuft, und zwar senkrecht zueinander gerichtet ist. In der Mitte, wo beide Streifungen aufeinander stoßen, ließ sich ihr Verlauf nicht klar erkennen. Liegt hier ein Kopulationsstadium vor oder sind es zwei abnorm verschmolzene Individuen? Daß die Kerne keinerlei Veränderung gegenüber gewöhnlichen Opalinenkernen erkennen lassen, spräche nicht strikte gegen Konjugation, da es ein erstes Anfangsstadium sein könnte. Unglaubhaft aber erscheint es, daß sich beide Tiere mit differenten Körperregionen aneinander gelagert haben sollten, während es doch sonst immer mit gleichartigen Flächen geschieht. Oder ist es nur eine Abnormität? Die Möglichkeit zur Bildung einer solchen ist ja gegeben. Die enzystierten Opalinen haben mehrere Kerne, die ausschlüpfenden jüngsten Stadien nur einen, — es tritt also, wie überall, nach der Enzystierung eine Teilung ein, — und im engen Zystenraume wäre eine Verschmelzung zweier Teiltiere gar nicht unmöglich, wenn auch solches unter erwachsenen Individuen nicht vorkommt. Mir scheint diese Deutung für das sonderbare Exemplar noch am annehmbarsten, da mir Konjugation gar zu unglaubhaft ist.

für in reichlicher Zahl eine Knospungserscheinung, die zur Bildung eines Ruhestadiums führte, — wohl eben wegen dieser Ungunst der äußeren Verhältnisse; die Nahrung mußte bald aufgebraucht sein, es traten ungeheure Bakterienmengen im Präparat auf, und auf die ganz veränderten Lebensverhältnisse wies auch die überaus rapide Vermehrung der Trichomonadinen hin, welche früher nur vereinzelt neben zahlreichen Zysten vorhanden gewesen waren. Ganz wie bei den Teilungen des Disc. gigantea rückte vorerst in den erwachsenen Opalinen der Kern nach dem Hinterende hinunter. Fig. 13—16 zeigen den weiteren Verlauf.[1]) Fig. 13 gibt ein Bild des Hinterendes einer solchen Opaline. Die beiden Kernhälften haben sich am Hinterende ganz nahe aneinander gelagert, bleiben aber gesondert, und selbst der Verbindungsfaden ist noch deutlich zu sehen. Die chromatische Substanz, die sonst als Einschlußkörnchen dem Rande innen anlag, ist in feinen Körnchen im ganzen Kerne zerstreut, der dadurch homogen aussieht; die eine Kernhälfte beginnt zugleich sich hantelförmig einzuschnüren. In Fig. 14 sehen wir nun, daß sich eine rundliche Masse vom Hinterende abgeschnürt hat, und in dieser finden sich zwei kleine, kompakte Kerne, während in der Hauptkörpermasse des Tieres nur ein Kern (eine Kernhälfte) erhalten ist. Man könnte dies so deuten, daß die beiden aus der hantelförmigen Einschnürung des Kerns in Fig. 13 resultierenden Kerne einfach in die Knospe eingewandert sind und sich von der anderen, intakten Kernhälfte getrennt haben.

Daneben bilde ich ein anderes Stadium in Fig. 15 ab, wo die Knospe ebenfalls die beiden kleinen, kompakten Kerne besitzt, im Hauptkörper aber neben der alten, noch diffus mit Chromatin gefüllten Kernhälfte sich ein zweiter kleiner Kern befindet. Da die Kerne in der Knospe noch nicht auseinandergerückt sind, so könnte man dies Stadium für das jüngere halten: dann würden die Knospenkerne durch eine sekundäre Teilung nur aus einer Hälfte des in Fig. 13 hantelförmig eingeschnürten Kerns entstehen, so daß sie nur $^1/_4$ der gesamten Kernsubstanz enthielten. Dann müßte mir nur in Fig. 14 der zweite kleinere Kern im Opalinenkörper entgangen sein, und das scheint mir das Wahrscheinlichere, da ich damals, als ich die Exemplare lebend vor mir hatte, auf diesen Punkt noch nicht

[1]) Auch hier könnte man eigentlich, nach den von mir oben aufgestellten Grundsätzen, von einer Teilung statt einer Knospung sprechen; der Fall liegt aber insofern anders, als hier nicht gleichwertige Individuen durch den Teilungsprozeß entstehen, sondern Fortpflanzungskörper, Individuen, die nicht ein selbständiges freies Dasein antreten. Daher behalte ich hier den Terminus Knospung bei.

besonders acht gab. Ob nun aber die eine oder die andere Deutung richtig ist: die Knospe erhält ihr Kernmaterial nur von der einen Kernhälfte und enthält ihrerseits stets 2 Kerne.

Diese Knospen nun stellen die Dauerstadien der Op. intestinalis vor. Je länger der Aufenthalt in der feuchten Kammer dauerte, destomehr nahm die Zahl der knospenden Opalinen zu; eine Anzahl der Knospen lag frei umher. Die Wimpern an ihnen waren zerfallen und bildeten einen feinen Detritus rings um sie. Zuletzt, als alle Opalinen am dritten Tage ausgestorben waren, fand ich nur diese Kapseln, und zwar in größerer Zahl, als in dem einen kleinen Tropfen Opalinen vorhanden gewesen waren; es mußte also bei einigen eine mehrfache Abschnürung solcher Dauerknospen eingetreten sein. Ich versuchte die Knospen zur Entwicklung zu bringen, doch mißlang es. Sie schlüpften auch nach 24stündigem Aufenthalte in Wasser nicht aus, ebensowenig als ich sie in Mitteldarmflüssigkeit einer Rana temporaria liegen ließ. Leider hatte ich keinen Diskoglossus mehr zur Verfügung, in dessen Darmsaft die Knospen am ehesten ausschlüpfen konnten.

Da die Knospen durchwegs zwei Kerne enthalten, die Jugendstadien aber, wie ich weiter oben darlegte, einkernig sind, so muß also vor dem Ausschlüpfen eine Teilung vor sich gehen.

Die letzte Beobachtung an Op. intestinalis, über welche ich zu berichten habe, ist die Konjugation. Von den großen Opalininen mit bandförmigem Kern waren bisher schon Konjugationen beschrieben worden; für die kleinen Opalinen mit geteiltem Kern oder zahlreichen Kernen lag bisher keine Beobachtung vor, da die von Bütschli als Konjugation gedeuteten Stadien sich, wie gesagt, als Teilungen erweisen. Auch mir liegt nur ein einziges Präparat vor, doch läßt sich an dem einen konjugierten Pärchen mit aller Sicherheit nachweisen, daß wenigstens für Op. intestinalis die Konjugation nach demselben Prinzipe vor sich geht, wie bei der Mehrzahl der Infusorien. Fig. 17 gibt eine Abbildung meines Präparates. Zwei mittelgroße Individuen sind es, die sich hier mit dem einen Seitenrande aneinander gelagert haben und bis zur Hälfte der Länge am hinteren Körperende miteinander verschmolzen sind, — die stets am Vorderende gelegenen Kerne vermitteln diese Orientierung. Zwischen beiden Individuen ist zwar noch eine Grenze zu sehen, der Verschmelzungsprozeß also noch nicht beendet, doch sind die beiderseitigen Pellikulae nicht mehr zu sehen. Rechts und links sehen wir die beiden Kernhälften zu je einem einzigen Kerne verschmolzen, wie ja auch bei den Infusorien mit noch stärker differenziertem, rosenkranzförmigem

Kerne dieser vor der Konjugation in kompakte Form übergeht. Der Kern ist homogen geworden, die Einschlüsse nicht mehr zu unterscheiden. In der hintereu Körperhälfte aber sind Mikronuklei aufgetreten, welche in beiden Individuen auf verschiedener Teilungsstufe stehen. Links hat der Mikronukleus erst seine erste Teilung beendet, — rechts ist jede Hälfte bereits auch die zweite Teilung eingegangen. Der Mikronukleus macht während der Teilungen eine Wanderung, denn während der linke noch mitten in dem Plasma liegt, sind die beiden $^1/_4$ Paare bereits dicht an die Verschmelzungslinie herangedrückt, um den Austausch mit dem anderen Individuum zu bewerkstelligen. Sobald auch das links liegende Exemplar seine zweite Mikronukleusteilung vollendet haben wird, haben wir also das typische Bild einer Infusorienkonjugation vor uns, und es ist anzunehmen, daß der Makronukleus dem Zerfalle entgegengeht.

Es sind also die typischen Vorgänge am Mikronukleus, welche sich hier bei der Konjugation abspielen. Bei der gar nicht geringen Masse der Mikronuklei muß es dabei wundernehmen, daß sich außerhalb der Kunjugationszeit keine Spur desselben auffinden läßt. Bei der Helligkeit des Opalinenplasmas und der starken Tinktionsfähigkeit der Mikronuklei ist es ganz ausgeschlossen, daß mir der Mikronukleus in den zahlreichen gefärbten Exemplaren, die ich durchmusterte, entgangen sein könnte: ich kann mit aller Sicherheit behaupten, daß in der Op. intestinalis außerhalb der Konjugationszeit kein freier Mikronukleus vorhanden ist. Der scharf umgrenzte helle Kern ließe eine auch noch so enge Anlagerung des großen Gebildes absolut nicht übersehen.

Wo kommt denn dann aber der Mikronukleus her, wenn er endlich doch vorhanden ist? Es bleibt nur eine Antwort übrig: er kommt direkt aus dem Kerne her, er bildet sich erst im kritischen Moment aus dem Kerninhalte, in welchem er mit der Makronukleussubstanz zusammen enthalten war. Es wäre das auch keine Hypothese, welche eigens für diesen einzelnen Fall aufgestellt werden müßte; wenn wir von diesem Gesichtspunkte ausgehen, werden wir auch noch andere verwandte Fälle finden, welche die Hypothese durchaus stützen können.

Wenn wir auch bei der überwiegenden Mehrheit der Infusorien die Teilung in Makro- und Mikronukleus durchgeführt sehen und diese beiden Kerne sich funktionell total divergent entwickelt haben, indem der eine der geschlechtlichen, der anderen der vegetativen Funktion vorsteht, so sind sie doch beide von gleichem Ursprung. Hierüber kann meines Erachtens kein Zweifel bestehen: denn wir

sehen bei jeder Infusorienkonjugation den neuen Makronukleus zum Ersatz des verbrauchten aus einem Teilstücke des Mikronukleus entstehen, und was sich hier ontogenetisch immer wieder abspielt, muß auch den phylogenetischen Vorgang wiederspiegeln. Beide Kerne sind aus dem gleichen Ausgangsmaterial entstanden, — und die Trennung beider Kernarten ist ein weiter vorgeschrittener Zustand, dem man schon rein theoretisch einen anderen voraussetzen kann, auf welchem beide Kernarten, noch nicht getrennt, wenn auch schon physiologisch different, in einer gemeinsamen Kernmasse vereinigt gewesen sind.

Und wir brauchen uns nicht einmal auf solche theoretische Erwägungen allein zu stützen, da ein bisher nicht erklärbarer Vorgang sofort an Klarheit gewinnt, sobald wir ihn von dem oben dargelegten Gesichtspunkte aus betrachten. Es ist dies die von Aimé Schneider (1885) beschriebene Konjugation von Anoplophrya branchiarum. Der eigenartige Vorgang findet schon bei Bütschli (l. c. S. 1615) volle Beachtung, veranlaßt diesen aber zu einer Annahme, die mir wenig überzeugend scheint. Ein Mikronukleus ist bei Anopl. branchiarum nicht bekannt. Scheint es schon erstens fraglich, ob einem so aufmerksamen Beobachter wie Aimé Schneider bei einer so großen Form ein Mikronukleus entgehen konnte, so spricht für sein wirkliches Fehlen vor allem, wenn wir den Fall der Op. intestinalis zum Vergleich heranziehen, daß dort auch bei der Konjugation kein Mikronukleus beobachtet wurde: daß bei der Konjugation aber kein Übersehen stattfand, wird dadurch bewiesen, daß ein Kernaustausch stattfindet, wenn auch auf ganz andere Weise, als sonst, ein weiterer Austausch von Mikronukleolen also gar nicht zu postulieren ist. Jeder der langgestreckten Kerne streckt nämlich bei Anopl. branchiarum die Hälfte seiner Substanz über die Verschmelzungszone in das andere Individuum hinein und schnürt sich dann durch: es wird also bei der Konjugation je eine Hälfte des Kernes ausgetauscht, desjenigen Kernes, der seiner Größe und Form nach dem sonst nach der Konjugation zerfallenden Makronukleus der meisten Infusorien entspricht. Bütschli bemerkt nun hierzu: „Obgleich ich nach dem Beobachteten nicht zweifle, daß beide Fragmente (also auch der ausgetauschte Teil! L. C) später zugrunde gehen und ein neuer Makronukleus aus einem Mikronukleusprodukt entsteht, deutet das eigentümliche Verhalten der MaN. bei Anoplophrya doch vielleicht an, daß bei den Urformen des Ciliaten auch Teile der MaN. ausgetauscht wurden und der neue MaN. durch deren Fusion entstand. Seine völlige Elimination, wie sie

jetzt meist Regel ist, dürfte daher vielleicht erst später entstanden sein."

Um also das Schema, wie es uns bei der Konjugation höher entwickelter Infusorien entgegentritt, zu wahren, daß nämlich selbständig differenzierte Mikronuklei ausgetauscht werden und der Makronukleus zerfällt resp. eliminiert wird, braucht Bütschli zwei Annahmen: 1. daß einst auch die Makronuklei teilweise ausgetauscht wurden, 2. daß Schneider daneben einen Mikronukleusaustausch übersehen hat. Wenn das zweite auch immerhin möglich wäre, so ist das erste eigentlich schon theoretisch unfaßbar. Wenn auch bei den untersten Ciliaten schon Makro- und Mikronukleus geschieden waren, so hatte der erstere doch auch vegetative Funktion, — Bütschli nimmt ja für Anoplophrya selbst mit Sicherheit die Ausstoßung resp. den Zerfall an. Welche Bedeutnng aber ein Austausch rein vegetativer Organe haben könnte, — das wird wohl nicht nur mir unerfindlich sein. Die Konjugation ist ein geschlechtlicher Akt, — ausgetauscht werden können daher nur geschlechtliche Teile. Und die ganze Hypothese Bütschli's, die von seinem Standpunkte aus ja nur eine notwendige Konsequenz war, sobald er neben dem Makronukleus unbedingt einen Mikronukleus voraussetzte, wird erledigt, sobald man diese letztere Scheidung nicht mehr als eine conditio sine qua non betrachtet. Ist diese Betrachtungsweise nicht zugleich auch das Natürlichere, indem man für jede Differenzierung eine Vorstufe annehmen muß, wo diese noch nicht abgeschlossen ist, wo die beiden später differenzierten Elemente zwar schon vorhanden, funktionell different sind, aber morphologisch noch nicht differenziert auftreten? Ich glaube, man würde umsonst bei Anopl. branchiarum nach einem Mikronukleus suchen, — nicht weil Aimé Schneider ihn vermißte, sondern weil er nicht vorhanden sein kann. Eben dadurch, daß Teile des Nukleus ausgetauscht werden, halte ich es für angedeutet, daß die geschlechtliche Mikronukleussubstanz in dem großen Kerne mit enthalten ist, daß das ausgetauschte Stück direkt dem sonst ausgetauschten Mikronukleusstück homolog ist.

Stellen wir die bisher besprochenen Punkte zusammen, so kommen wir zu folgendem Resultate:

1. Bei Anopl. branchiarum wird direkt ein Teil des Kernes ausgetauscht, — er hat also doppelten Charakter als MaMiN., ohne daß der Mikronukleus sich jemals selbständig differenziert.

2. Bei Opalina intestinalis ist bei rein vegetativen Individnen kein Mikronukleus vorhanden, — ihr Kern ist also ebenfalls ein MaMiN. Bei der Konjugation findet aber bereits die Differenziernng des Mikronukleus statt.
3. Bei der Mehrzahl der Ciliaten ist der Vorgang noch weiter gediehen; der Mikronnkleus hat sich für die ganze Lebensdaner heransdifferenziert und besteht als gesondertes Gebilde neben dem Makronukleus.

Gehen wir von dieser Auffassung aus, so erübrigt es auch, bei Op. ranarum überhaupt nach Mikronnklei zu suchen; wenn sie auch eine rückgebildete Form ist, so wird doch ihre Kernsnbstanz sich nie bis zur Differenzierung in Makro- nnd Mikronukleus entwickelt haben. Hierfür spricht der eigenartige Charakter der Kerne, welche ein Mittelding zwischen beiden Kernarten bilden. Statt einer einfachen Durchschnürung (Makronukleus) oder einer karyokinetischen Teilnng (Mikronnkleus) sehen wir eine unvollkommene Karyokinese, wie sie zuletzt von Bezzenberger (1903) beschrieben worden ist.

Wenn mir auch vieles für meine Auffassung, die ich oben darlegte, zu sprechen scheint, so kann der absolute Beweis dafür, daß die Mikronukleussubstanz im Kerne mit enthalten sein kann, erst von einem glücklicheren Beobachter beigebracht werden, dem es gelingt, eine Kopulation von Op. intestinalis z. B. von Anfang an zu verfolgen und den Austritt der Mikronukleus aus dem Kerne zu beobachten. Eine spätere Wiederanfnahme dieser Untersnchungen habe ich auch selbst für die Zeit ins Auge gefaßt, wo mir wieder Material zur Verfügung steht. Andenten möchte ich znm Schlusse nur, daß ich die in Fig. 12a nnd b abgebildeten Stadien in Verdacht habe, einen Ansgangspunkt hierfür zu bilden. Der kleine rnndliche Körper, der, durch seine Färbung als Kernsubstanz gekennzeichnet, zeitweilig zwischen den beiden Hälften der sich znm hantelförmigen Doppelkerne teilenden Nukleus anftaucht, könnte vielleicht der Mikronnklens sein, der bei Abschluß der Teilung wieder in die allgemeine Kernmasse aufgeht. Sehen wir doch auch bei den Kernteilungen der Disc. gigantea zeitweilig den Mikronnkleus frei erscheinen, nm dann wieder spurlos aus dem Plasma zu verschwinden.

Literaturverzeichnis.

1858. Claparède et Lachmann: Etudes sur les infusoires et les rhizopodes. Mém. inst. Génévoise T. V.
1879. Everts, E: Bijdrag tot de Kennis der Opalinen uit het Darmk. van Batrachiers. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen Bd. IV.
1879. Maupas, E.: Haptophrya gigantea etc. Compt. rend. Acad. Sc. Paris T. 88.
1883 —: Contribution à l'étude morphol. etc. Arch. d. Zool. expériment. (2) T. 1.
1885. Balbiani, E. G.: Sur un infusoire parasite du sang de l'Aselle aquatique. Rec. Zool. Suisse T. II.
1885. Schneider, A.: Anoplophrya circulans. Tabl. Zool. T. I.
1887—89. Bütschli, O.: Protozoa. Bd. I in Bronn's Klassen u. Ordn. d. Tierr. Abt. III Infusoria.
1903. Bezzenberger, E.: Über Infusorien aus asiatischen Anuren. Arch. f. Protistenk. Bd. III.

Tafelerklärung.

Tafel IV.

Fig. 1—8. Discophrya gigantea.
- Fig. 1. Normales Individuum.
- Fig. 2. Individuum mit stark gewundenem Exkretionskanal.
- Fig. 3—7. Teilungsstadien.
  - Fig. 4. Unvollendete Teilung des Kerns mit Sonderung zweier Kernsubstanzen.
  - Fig. 5. Bildung des Saugorganes am dritten Individuum.
  - Fig 6 u. 7. Mikronuklei.
- Fig. 8. Beginn der Kanalfüllung am Hinterende. Auftreten der Bildungsvakuolen.

Fig. 9—17. Opalina intestinalis.
- Fig. 9. Normales Individuum.
- Fig. 10. Beginn einer Teilung; Verdoppelung des Kerns.
- Fig. 11 u. 12. Entwicklung des Doppelkerns vom jüngsten Stadium bis zum erwachsenen Tier. Alle Abbildungen bei gleicher Vergrößerung.
- Fig. 13—16. Bildung der Dauerstadien.
  - Fig. 13. Kernteilung.
  - Fig. 14 u. 15. Zwei Individuen, im Abschnüren der Knospe begriffen.
  - Fig. 16. Zwei Dauerstadien mit je 2 Kernen.
- Fig. 17. Konjugation zweier Individuen.

Fig. 18 u. 19. Opalina ranarum.
- Fig. 18. Längsteilung.
- Fig. 19. Abnormes Individuum mit senkrecht zueinander stehender Strichelung beider Körperhälften (wahrscheinlich Verschmelzung).

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von Gregarina ovata.

Von

Franz Paehler in Frankfurt a. M.

(Hierzu Tafel V u. VI und 1 Textfigur.)

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Die im Darmkanal des Ohrwurmes (Forficula auricularia) lebende Gregarina ovata wurde im Jahre 1826 von Dufour entdeckt und wegen ihrer meist eiförmigen Gestalt mit diesem Namen belegt. Im Jahre 1837 bespricht v. Siebold die Gregarinen, die er für Insekteneier hält, in einer Anmerkung seiner Arbeit über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere. Nachdem im Jahre 1845 Desmarest in d'Orbigny's Dictionnaire d'histoire naturelle eine kurze Charakteristik der Gregarine, die er als „l'espèce la plus connue" bezeichnet, gegeben hat, und im Jahre 1848 v. Frantzius die Form dem Namen nach noch erwähnt, finden wir sie in der Literatur bis zum Jahre 1873 nicht mehr vor. In diesem Jahre beschreibt Aimé Schneider das Ausstoßen der Sporen durch die Sporodukte. Auch solitäre Enzystierung wurde von diesem Autor beobachtet. Im Jahre 1875 gibt A. Schneider in seiner ausführlichen Arbeit „Grégarines des invertébrés" eine Beschreibung der Gregarina ovata mit besonderer Berücksichtigung der Zysten. Die letzte spezielle Arbeit über diese Form stammt aus dem Jahre 1885; in dieser gibt Schneider seine Untersuchungen über die Sporen bekannt.

Ich bin hier nur auf die Literatur eingegangen, die über spezielle Untersuchungen von Gregarina ovata handelt. Um so eher glaubte

ich dies tun zu können, als in den in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten von L. Cuénot (1901) und A. Berndt (1902) auf die allgemeine Gregarinenliteratur in erschöpfender Weise eingegangen ist.

Wegen der bedeutenden Größe der Gregarine erschien es vorteilhaft, an diesem Objekt ein Studium ihrer Organisation und Fortpflanzungsverhältnisse vorzunehmen. Die Resultate dieser Untersuchung will ich hier mitteilen.

Zu meinem größten Bedauern war es mir, äußerer Umstände halber, nicht möglich, die Untersuchungen in dem Umfange, wie ich es mir zuerst vorgenommen hatte, völlig durchzuführen. Es sollen jedoch die Untersuchungen, speziell über die Fortpflanzungsverhältnisse unserer Gregarine hiermit nicht abgeschlossen werden. In einer weiteren Arbeit, die bereits im hiesigen zoologischen Institut in Angriff genommen ist, sollen die mitzuteilenden Ergebnisse weiter ergänzt und damit die Monographie von Gregarina ovata vollendet werden.

Untersuchungsmaterial und Methode.

Da die Beschaffung sowohl, wie auch besonders die Behandlung der Zysten nicht ganz einfach und selbstverständlich ist, möchte ich den dabei befolgten Weg etwas genauer beschreiben. Von großer Wichtigkeit ist die Beschaffung von großen Mengen des Wirtstieres, der Forficula auricularia, was keine besonderen Schwierigkeiten bot. Mit Obst, etwas gehacktem Fleisch und besonders mit Blättern von Dahlia gefüttert, sind die Tiere, vorausgesetzt, daß sie in einem überall sorgfältig verschlossenen, am besten verkitteten Kasten sind, äußerst einfach zu halten. Der Zuchtkasten wurde vor dem Gebrauch sorgfältig gereinigt, da ich die Erfahrung gemacht hatte, daß auf dem Boden befindliche Sandteilchen mit der Nahrung in den Darm gelangt waren, sich hier an der Gallerthülle der Zysten festgesetzt hatten und schwer zu entfernen waren. In den Ecken des Kastens, in denen sich der Dunkelheit wegen die Ohrwürmer mit Vorliebe aufhielten, wurden in rechtwinklig-dreieckiger Form geschnittene Papierstücke gelegt, die Zeit gemerkt und dann nach Ablauf von $^1/_2$, 1 (oder auch mehr) Stunden der auf diesen Papierstückchen befindliche Kot untersucht. Die in den einzelnen Kotballen, meist an deren Oberfläche liegenden Zysten wurden unter der Lupe mit Nadeln herauspräpariert und dann entweder sofort konserviert oder in eine feuchte Kammer gebracht, worin sie verschieden lange Zeit ver-

blieben. In dieser feuchten Kammer brachte ich auf ein kreisrundes Stück Fließpapier, das durch in dem vertieften Ring befindliches Wasser stets feucht gehalten wurde, 12—15 Zysten, legte den Verschlußring auf und schloß diesen wieder oben durch Auflegen eines Deckglases. Die Zysten reiften in dieser, gewissermaßen als Treibhaus funktionierenden Kammer in verschieden langer Zeit. Die Temperatur hat allem Anscheine nach einen großen Einfluß auf die Entwicklungsdaner der Zysten. In der Regel vergingen vier Tage, bis die Zysten anfingen, durch ihre Sporodukte die Sporozysten zu entleeren. Bei sehr heißem Wetter beobachtete ich jedoch, daß nur die Hälfte der Zeit dazu nötig war. So fand ich in den überaus heißen ersten Septembertagen des Jahres 1902 (2.—4. September) an Zysten, die, höchstens 12 Stunden alt, in die Kammer gebracht wurden, nach Verlauf von weiteren 36 Stunden die Erscheinung der Sporozystenentleerung. Die Zysten hatten also höchstens 48 Stunden zu ihrer Entwicklung gebraucht. Die Behandlung der Zysten in der feuchten Kammer ist die denkbar einfachste. Man hat nur dafür zu sorgen, daß sich die Zysten nicht mit Pilzhyphen überziehen. Kam dies vor, so wurden die Tiere, da es mir an Material nicht mangelte, meist einfach entfernt. Muß man mit dem Material sparen, so empfiehlt es sich, die Pilzhyphen mit einem feinen Haarpinsel zu entfernen, was sich ohne Schwierigkeiten bewerkstelligen läßt.

Die Mehrzahl der Zysten wurde unter Anwendung von HERMANN-scher Lösung konserviert. Sie blieben solange in der Konservierungsflüssigkeit, bis der weiße Zysteninhalt sich dunkelbraun gefärbt hatte. Es erfolgt diese Verfärbung in verschieden langer Zeit, je nach dem Alter der behandelten Zysten. Je jünger das Objekt ist, desto schneller zeigt sich die Färbung des Inhalts. Die Zystenhülle ist demnach in der Jugend für die Konservierungsflüssigkeit bedeutend durchlässiger als im älteren Stadium. So zeigten z. B. die aus dem Darm herauspräparierten Zysten oft schon nach 10—15 Minuten durch ihre dunkle Färbung an, daß sie bereits in der gewünschten Weise konserviert waren. Die älteren Zysten dagegen, die schon längere Zeit im Kot gelegen hatten, wiesen die Färbung mitunter erst auf, nachdem sie stundenlang in der Flüssigkeit gelegen hatten. Aus der HERMANN'schen Lösung wurden die Objekte in 60% Alkohol gebracht, hierin gut ausgewaschen und dann in 96% Alkohol aufgehoben.

Eine Reihe von Exemplaren wurde sodann mit Zenker'scher Lösung, weitere mit heißem Sublimatalkohol konserviert. Zu dieser letzten Methode muß ich erwähnen, daß sie nur dann Erfolg hatte, wenn zu 1 Teil heißem Sublimat 1 Teil kalter Alkohol zugesetzt wurde. Im anderen Falle platzten die Zysten sofort und ließen ihren Inhalt austreten.

Die Konservierung mit Hermann'scher Lösung ziehe ich allen anderen Methoden entschieden vor. Die mit ihr behandelten Exemplare gaben zu irgend einer Klage über schlechte Konservierung keinen Anlaß, und die Methode ist auch besonders deshalb zu empfehlen, weil sie die durch die Flüssigkeit gefärbten Zysten bei der Alkohol- und Paraffinbehandlung leicht erkennen läßt.

Die weitere Behandlung der Zysten bot ungleich größere Schwierigkeiten als die bisher beschriebene. Vom 96 proz. Alkohol wurden die Zysten in Alkohol abs., Xylolalkohol, Xylol, Xylolparaffin und dann in Paraffin gebracht. (Die Anwendung der Chloroform-Senkmethode ist wegen der geringen Größe der Objekte weniger zu empfehlen.) Von Wichtigkeit ist es jedoch, die Dauer, während der die Objekte in den einzelnen Flüssigkeiten blieben, zu beachten. Eine große Menge von Zysten zeigten dadurch, daß sie sich nicht schneiden ließen, daß der bei ihrer Behandlung eingeschlagene Weg nicht der richtige war. Um diesem vorzubeugen, mußte ich die Regel beobachten: Kurz in den absoluten Flüssigkeiten, lang in den Gemischen! Nachdem ich die Objekte 5—6 Stunden in Xylol gelassen hatte, brachte ich sie 12 Stunden in Xylolparaffin (1 : 1) in den Paraffinofen, darauf jedoch nur 2 Stunden in reines ca. 56—58° Paraffin. Bei dem Schneiden mußte das Objekt vor dem Durchziehen des Messers stets mit Mastixlösung bestrichen werden. Die meist 5 μ dicken Schnitte wurden mit Wasser aufgeklebt und dann in der Regel nach Heidenhain mit Eisenhämatoxylin nach vorherigem Beizen, oder mit Hämatoxylin gefärbt.

Oft war es nötig, die Schnitte vor dem Färben zum Zwecke der Osmiumentziehung in Chlordämpfen zu bleichen.

I.

Morphologie.

Forficula auricularia beherbergt in den meisten Fällen in ihrem Darmkanal die Gregarina ovata und zwar häufig in so großen

Mengen, daß der Chylusdarm buchstäblich wie mit Parasiten vollgepfropft erscheint. Ohne den Darminhalt zu untersuchen, kann man meistens schon sofort nach dem Öffnen des Tieres feststellen, ob es den Parasiten beherbergt, denn man sieht in diesem Falle die milchweißen Individuen durch die Wand des Chylusdarms hindurchscheinen. Auch in den übrigen Teilen des Darmkanals, bis vor den Enddarm hin, kommen die Tiere vor, allerdings in sehr beschränkter Anzahl, denn im Chylusdarm findet der Parasit die günstigsten Nahrungs- und Raumverhältnisse. An den völlig ausgewachsenen Tieren ist das vordere, meist kugelige Protomerit von dem hinteren, ovalen, den Kern enthaltenden Deutomerit zu unterscheiden (Fig. 1). Die Gregarinen finden sich einzeln oder zu je zweien vereinigt im Speisebrei des Wirtes. Im letzten Falle liegt dem Deutomerit des einen Tieres, nach SCHNEIDER Primit genannt, das Protomerit des zweiten Tieres (des SCHNEIDER'schen Satelliten) an; die Achse beider bildet eine gerade Linie. In allen beliebigen Größen kann man die zu je zweien vereinigten Tiere im Darm feststellen, jedoch sind die zwei aneinander liegenden Tiere unter sich fast gleich groß: ich traf aber auch Tiere, die z. T. erhebliche Größenunterschiede zeigten; in einem Falle war der Primit ungefähr $2^1/_2$ mal so lang wie der Satellit. Die Tiere hängen so fest aneinander, daß sie sich beim Konservieren und Übertragen aus einer Konservierungsflüssigkeit in eine andere nicht loslösen. Ein einziges Mal beobachtete ich drei aneinanderhängende Individuen; da sich jedoch bei dem Berühren mit einem Pinsel das dritte Tier sofort loslöste, die beiden übrigen jedoch fest vereinigt blieben, hatte ich es in diesem Falle wohl mit einem zufälligen, lockeren Ankleben eines dritten Tieres zu tun. Es ist für Gregarina ovata demnach als Regel anzunehmen, daß bei Verklebungen nur solche von je zwei Individuen vorkommen.

Die Gestalt unserer Gregarine ist meist länglich oval, kann jedoch insofern etwas variieren, als sich manche Tiere einer mehr kugeligen Form nähern, während andere länglicher und unter Umständen am hinteren Ende etwas verjüngt erscheinen können. Die Tiere sind von einer milchweißen Farbe und so wenig durchsichtig, daß sie eine genauere Untersuchung am lebenden Material nicht zulassen; an diesem kann man nur die äußere Gestalt des Tieres und die Lage des Kernes beobachten.

Ich werde daher an der Hand konservierten Materials die feineren morphologischen Verhältnisse unserer Gregarine zu schildern haben.

Das Zytoplasma.

Der Zytoplasmaleib der Gregarinen ist nicht vollständig gleichartig gebaut, sondern in mehrere Schichten differenziert. Man unterscheidet: Kutikula, Gallertschicht, typisches Ektoplasma, Schicht der fibrillären Ringsmuskeln und Entoplasma.

Die Kutikula (Pelliknla) ist eine widerstandsfähige, das ganze Tier überziehende, relativ dicke Schicht, die jedoch keine glatte Membran darstellt, sondern mit Längswülsten versehen ist, die auf einem Oberflächenschnitt als parallel verlaufende Meridionalstreifen erscheinen. Den besten Aufschluß darüber, daß man es hier mit konvex vorspringenden Kutikularwülsten zu tun hat, gibt ein senkrecht zur Längsachse des Tieres geführter Querschnitt, der ungefähr das Bild eines Kammrades liefert (Fig. 4). Ein tangential geführter Längsschnitt läßt die Kutikularwülste sehr schön in ihrem in der Mitte des Tieres zueinander parallelen Verlaufe erkennen. In Fig. 22 Taf. VI ist dies dargestellt. Wir sehen hier einen Schnitt abgebildet, der sowohl die Kutikula als auch die Muskelfibrillenschicht sehr gut zu beobachten gestattete. Was nun den Verlauf dieser Längsrippen an den Polen betrifft, so konnte ich für Gregarina ovata fast dieselben Verhältnisse feststellen, wie sie Schewiakoff (1894) für Gregarina munieri beschrieben hat. „Die Längsfurchen verlaufen meridional, konvergieren gegeneinander nach dem hinteren Körperpole zu, treffen aber daselbst nicht in einem Punkte zusammen. Sehr viele Furchen vereinigen sich in der Nähe des hinteren Körperpoles bogenförmig, je zwei miteinander, andere dagegen gehen in spitzem Winkel ineinander über.“ Wie ein Blick auf die diese Tatsache erläuternde Figur 21 zeigt, findet sich hier bei Gregarina ovata eine überaus große Ähnlichkeit mit den entsprechenden Verhältnissen bei Gregarina munieri, die Schewiakoff in einer sehr instruktiven Abbildung (Taf. XIX Fig. 6) skizzierte. Auch hier findet sich dasselbe, teils bogenförmige, teils spitzwinklige Zusammenlaufen der Längswülste in der Nähe des Körperpoles.

Auf die Kutikula folgt nach innen die homogene Gallertschicht (Sarkozyte), aus der die zu verschiedenen Zwecken — Ortsbewegung, Enzystierung — verwandte Gallerte ihren Ursprung nimmt. Die ausgetretenen Gallerttropfen sieht man in den Figuren 21 und 22 (Tafel VI) als schwarze Pünktchen in den Furchen zwischen den einzelnen Kutikularwülsten liegen. Wenn ich am Grunde der Furchen liegende Längsspalten, wie sie Schewiakoff bei Gregarina munieri annimmt, und die der Gallerte zum Austreten verhelfen, an

meinen Präparaten nicht habe feststellen können, so nehme ich doch auch für Gregarina ovata ihr Vorhandensein an. Bilder, wie sie SCHEWIAKOFF gibt, an denen man die Längsrippen und die dazwischen liegenden Furchen sehen kann, habe ich auch stets gefunden. Was SCHEWIAKOFF in Fig. 11, durch die er die Anwesenheit von „längsverlaufenden Spalten" bestätigt finden will, zeichnet, sind eben nur die Furchen, die weniger stark gefärbt erscheinen, da das Protoplasma hier naturgemäß nicht so kompakt ausgebildet ist wie in den Wülsten. Nach seiner Fig. 10 aber müßten die Längsspalten mit dem Grunde der Furchen identisch sein und die Wülste der Gallertschicht direkt aufliegen.

An die Gallertschicht schließt sich die breitere Schicht des typischen, lebenden Ektoplasmas an. Bei einzelnen Exemplaren fand ich es ganz vorzüglich ausgebildet; es hebt sich — siehe Figur 5 — durch seinen regelmäßigen und ausgeprägten Bau deutlich von dem ihm gegenüber sehr verwaschen erscheinenden Entoplasma ab. In der Vollkommenheit jedoch, in der es bei dem abgebildeten Tiere hervortrat, war es nur bei sehr wenig Tieren zu beobachten. Gegen die Gallertschicht ist das Ektoplasma durch eine festere Schicht abgegrenzt. Diese Schicht ist es auch, die die Scheidewand zwischen Proto- und Dentomerit liefert. Hier ist also nicht das ganze Ektoplasma an der Bildung der Scheidewand beteiligt, sondern nur der erwähnte, die Begrenzung des Ektoplasmas nach außen bildende, dichtere und deshalb stärker gefärbte Teil desselben. Das typische Ektoplasma, das in der Mitte des Tieres mit der größten Deutlichkeit ausgeprägt ist, verbreitert sich etwas bei seinem Verlaufe nach dem Protomerit zu und ist nicht mehr so scharf vom Entoplasma zu unterscheiden wie in der Mitte des Tieres. An der Scheidewand verliert man es vollständig aus dem Auge; nur eine kleine Einbiegung parallel der Einschnürung kann man noch verfolgen. An keinem Tiere aber konnte ich einen weiteren Verlauf der ektoplasmatischen Schicht entlang der Scheidewand feststellen. Diese Beobachtung war sowohl bei Verfolgung des Verlaufes des Ektoplasmas im Deutomerit, als auch im Protomerit, wo ich leider noch seltener ein schön ausgebildetes Ektoplasma fand, zu machen.

Auf das Ektoplasma folgt die zum Entoplasma überleitende Schicht der fibrillären Ringsmuskeln, die nur auf einem Längsschnitte zu sehen sind. Sie zeigen einen ungefähr kreisförmigen Durchschnitt; bei einem tangential geführten Längsschnitte sind sie als feine Linien unter den Kutikularwülsten zu sehen. Ihr Abstand

voneinander ist ungefähr doppelt so groß wie der Abstand zweier Längsrippen. In Fig. 22 sieht man die Ringsmuskulatur sehr schön ausgeprägt. Die Ringsfibrillen erscheinen hier als ganz feine Linien von feinpunktiertem Aussehen, die besonders schön dort zu sehen sind, wo die Kutikula nicht mehr im Schnitt getroffen ist, sondern dieser als oberste Schicht die Muskelfibrillen zeigt. Zwischen den Ringsmuskelfibrillen findet man, meist in einem Winkel von ungefähr 45° gegen diese geneigt, feine Anastomosen. Diese die Längsmuskulatur funktionell ersetzenden Muskelanastomosen hat zuerst Schneider bei Gregarina munieri und Gregarina macrocephala festgestellt. Einer Reihe von Formen, darunter Gregarina ovata, spricht er jedoch das Vorhandensein der Muskelfibrillen überhaupt ab. Demgegenüber hat sie Bütschli von einer Reihe weiterer Gregarinen, darunter Gregarina ovata, erwähnt, ohne jedoch etwas über die Anastomosen zu bemerken. Léger hält das Vorhandensein von Muskelfibrillen für allgemein und hat Queranastamosen bei einer Reihe von Formen gesehen. Eine recht instruktive Abbildung (Taf. XX Fig. 8) erläutert die Befunde Schewiakoffs an Gregarina munieri, die den oben besprochenen in Fig. 22 wiedergegebenen Verhältnissen entsprechen.

Das unter der Muskelfibrillenschicht liegende Entoplasma zeigt einen als ein Maschenwerk angeordneten protoplasmatischen Inhalt, in dem verschieden große kugelige Körner eingebettet sind, die Bütschli als Paraglykogenkörner beschrieben hat. Auf den Schnitten sieht man in den Wänden des nicht ganz regelmäßigen Maschenwerks schwarz gefärbte Pünktchen liegen.

Bei den ausgewachsenen Tieren weist im Gegensatze zu den später zu besprechenden Entwicklungsformen das Protomerit meist einen ausgeprägten, gröberen Bau und intensivere Färbung auf als das Deutomerit (vgl. Fig. 6).

Der Kern.

An lebenden, in physiologischer Kochsalzlösung beobachteten Gregarinen erkennt man den Kern als ein typisches rundes Bläschen, das meist in der Mitte des Deutomerits gelegen ist, sich jedoch auch abweichend von dieser zentralen Lage nach dem vorderen oder hinteren Ende des Deutomerits verlagert finden kann. Nur das Deutomerit besitzt einen Kern, Proto- und Epimerit fehlt ein dementsprechendes oder damit zu vergleichendes Gebilde stets. Früher wurde häufig bei Gregarinen ein Kern im Protomerit beschrieben, doch hatte man es hier mit kernähnlichen Differenzierungen des Zyto-

plasmas zu tun, wenn nicht die Lage des Kernes im Protomerit keine natürliche, sondern gezwungene war, insofern als der Zellkern auf seiner Wanderung in der Richtung vom proximalen nach dem distalen Pole bereits eine Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit gebildet fand und deshalb im Protomerit liegen bleiben mußte.

Eine Wanderung des Kernes vor der Scheidewandbildung, wie sie z. B. SCHNEIDER bei Pileocephalus Chinensis und Stylorhynchus longicollis und LÉGER bei Eirmocystis ventricosa, sowie besonders häufig bei einer Acanthosporide der Larven von Hydrous beobachtet hat, unterbleibt bei unserer Gregarine, da hier der Kern seine zukünftige Lage bereits in den frühesten Entwicklungszuständen einnimmt (Fig. 10–14).

Wie die Lage des Kernes variieren kann, so ist auch die Größe und Struktur des Kernes bei Gregarina ovata keineswegs konstant, sondern ändert sich nach den verschiedenen Stadien der Entwicklung, die das Tier zu durchlaufen hat. Der Kern der ausgebildeten Epimeritform, wie sie uns Figur 16 zeigt, ist von einer stark ausgeprägten Membran umgeben und weist in seinem Inneren einen ansehnlichen, fast das ganze Bläschen ausfüllenden, tief schwarz gefärbten Kernkörper auf. Wenn auch nicht bei allen Tieren auf diesem Stadium der Kernkörper so groß ist, wie dies bei dem gezeichneten Tiere der Fall war, so besitzt er doch immer eine verhältnismäßig ansehnliche Größe und liegt in den meisten Fällen der Membran des Kernes direkt an. Das Vorkommen eines einzigen Nukleolus in den jüngeren Stadien ist bei den Gregarinen allgemein SCHNEIDER nahm sogar an, daß der Nukleolus bei den Formen der Gattung Gregarina stets nur in der Einzahl vorkomme; diese Angabe wurde von BÜTSCHLI und anderen berichtigt und gefunden, daß in den weitaus meisten Fällen eine Zahlvermehrung der Nukleolen eintritt. Der Kernkörper unserer Gregarine vermehrt sich nun ebenfalls. In Figur 17 ist eine Epimeritform abgebildet, die zwei peripher gelegene, tiefschwarze Kernkörper aufweist.

Dabei sieht man ebenso wie in Figur 15 und 16 einen stärker als das übrige Zytoplasma gefärbten Hof, der dem Kern dieser Form anliegt. Das Auftreten dieser Kernumlagerung gibt ein Beispiel zu den Wechselbeziehungen, die zwischen Kern und Protoplasma bestehen. Wir fassen diese Wechselbeziehungen mit R. HERTWIG (1901) so auf, „daß unter Einwirkung des Kernes Teilchen vom Protoplasma abgespalten werden". Diese abgespaltenen chromatischen Teilchen werden dem Kern, als dem Leiter der Lebensvorgänge in der Zelle, zur besseren Bewältigung seiner Aufgaben zugeführt. Die Bilder,

die diese Kernumgebung zeigen, erinnern sehr lebhaft an die Figuren, die Korschelt in seiner Arbeit „Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns“ von den Anlagerungen am Keimbläschen in den Eifächern von Dytiscus marginalis gibt, wo der Kern durch Nahrungsentnahme mit dem Protoplasma in Beziehung steht.

Es schreitet nach dem in Figur 17 abgebildeten Stadium die Vermehrung der Kernkörper fort, so daß wir auf einer weiteren Entwicklungsstufe. auf der das Epimerit bereits nicht mehr vorhanden ist, eine Reihe von Kernkörpern beobachten, die oft in einer Schlinge angeordnet und intensiv schwarz gefärbt sind (Figur 2). Bütschli hat nach Essigsäurebehandlung in dem Kern von Gregarina ovata ein zartes Kernnetz gesehen, an welchem, wie er annimmt, die Nukleolen befestigt sind. Die Kernmembran ist noch gut ausgeprägt und zeigt sich als eine ungefähr kreisförmige, leicht gewellte Linie.

Die ausgebildeten Formen zeigen uns in bezug auf Kernkörper und Kernmembran wesentlich andere Verhältnisse. Was zunächst die Kernkörper angeht, so sehen wir diese nicht mehr so intensiv gefärbt und darum als kompakte Klumpen erscheinen, sondern sie haben alle einen mehr oder weniger vakuolären Bau. Meist sind deren viele, 20—30, vorhanden. Die in den Nukleolen auftretenden Vakuolen sind ja eine sowohl bei Protozoen- als Metazoenkernen nicht selten beobachtete Erscheinung.

Die Kernmembran, die in Figur 2 eine leicht gewellte Form hat, wird gezackter und der Kern sendet Ausläufer in das ihn umgebende Protoplasma hinein. So stark geflammte Kerne, wie sie z. B. Wolters beobachtet und gezeichnet hat, konnte ich nicht konstatieren. (Hier soll bemerkt werden, daß die in Figur 18—20 gezeichneten Kerne bei weiterem Ausziehen der Farbe sicherlich ein anderes Bild gegeben hätten und zwar insofern, als man dann die den Kern umlagernde oben beschriebene Plasmazone von dem Kerne hätte unterscheiden können.) Die Kernmembran ist in diesem Stadium lange nicht mehr so gut gegen das Karyoplasma abgesetzt, sondern zu einer ganz feinen Linie geworden, die bei einigen Tieren so dünn ist, daß es an einer Reihe von Stellen nicht festzustellen ist, ob hier wirklich noch eine Membran vorhanden ist, oder ob der Eindruck einer Membran nur hervorgerufen wird durch das Abstechen der dunklen Kernsubstanz gegen das helle Protoplasma. Die völlige Auflösung der Kernmembran geht jedoch erst in den enzystierten Individuen vor sich. Das Karyoplasma des Kernes ist dunkel gefärbt und enthält eine große Anzahl Kernkörper, die von Vakuolen größeren und kleineren Durchmessers erfüllt sind.

Aber auch eine wesentlich anders aussehende Kernform konnte ich beim Durchmustern der Präparate konstatieren. Hier war die Membran abgehoben, das Karyoplasma, das die Nukleolen in gleicher Gestalt und Anzahl, wie wir es vorhin kennen gelernt haben, einschließt, war nicht so stark gefärbt und hatte sich im Innern des Kernes mehr oder weniger konzentriert. Ich kam zuerst auf die Vermutung, es handele sich in den Individuen mit dieser Kernform um Vertreter einer anderen Gregarinenart, mußte jedoch von dieser Auffassung zurückkommen, da sich sowohl in den übrigen morphologischen Verhältnissen der Tiere keine weitere Stütze für diese Vermutung fand, als auch die Erscheinung sich an einigen Exemplaren ganz deutlich als die Folge einer Schrumpfung herausstellte. Da die hier in Betracht kommenden Tiere in ganz gleicher Weise konserviert waren, so schien die Annahme, die einen der Tiere seien als geschrumpft, die andern als natürlich anzusehen, auf den ersten Blick vielleicht etwas gewagt, wenn man sich dieses verschiedene Verhalten nicht folgendermaßen erklären könnte. Wie bereits gesagt, ist das Karyoplasma der Tiere mit nicht abgehobener Kernmembran bedeutend dichter gebaut, was schon aus der intensiveren Färbung geschlossen werden kann. Ob diese größere Dichte von einer größeren Menge von Chromatin oder einer größeren Anhäufung von Nahrungsstoffen abhängt, ist nicht sehr wesentlich und lasse ich dahingestellt. Auf alle Fälle wird der dichter gebaute Kern den Ursachen einer Schrumpfung mit größerem Erfolge widerstehen können als der weniger dichte.

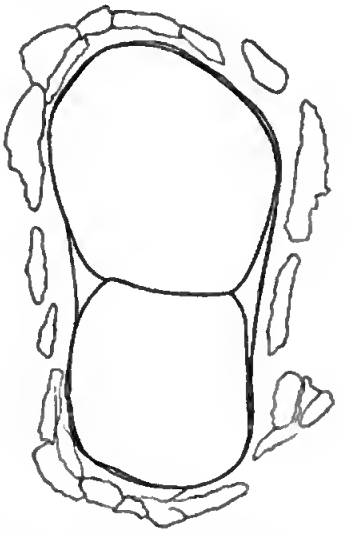
II.

Fortpflanzung.

Die Fortpflanzungsverhältnisse von Gregarina ovata wurden in ihren einzelnen Stadien mit Ausnahme der Sporozystenentleerung ebenfalls nur an der Hand konservierten Materials studiert. Die Reihe der Vorgänge, die sich hierbei abspielen, wird durch das Aneinanderlegen zweier Tiere eröffnet. Nach dem Aneinanderlegen werden von den zwei vereinigten Tieren, den „Syzygiten", die sie umgebenden Hüllen gebildet. Man kann als allgemeine Regel für die eine Gallerthülle ausscheidenden Gregarinen — es ist dies die überwiegende Anzahl der Polyzystideen — annehmen, daß sich zuerst die äußere, bei Gregarina ovata ziemlich dicke, gallertige Hülle bildet. Diese durchsichtige, glashelle Gallerthülle hat bei den ein-

zelnen Individuen der Art eine verschiedene Dicke, doch findet man, daß sie meistens der Größe des Radius des Zysteninhaltes gleich ist. Zwischen der Gallerthülle und dem Syzyginm bildet sich sodann die Zystenhülle, eine bedeutend feinere, scharf konturierte Membran von ebenfalls wasserklarem Aussehen. Eine Schichtung dieser zweiten Hülle, wie sie bei einigen Gregarinen beobachtet wurde, ist bei Gregarina ovata nicht vorhanden.

In der Textfigur, die zwei noch in Enzystierung begriffene Syzygiten darstellt, sehen wir dentlich diese Hülle (vgl. auch Fig. 30 bei einer älteren Zyste). Die Gallerthülle ist, wie das bei Konservierung mit Hermann'scher Lösnng immer zu sein pflegte, erheblich verändert und umgibt nur noch an einigen Stellen das Tier als eine gelbe, bröcklich aussehende Masse. Zu diesen zwei beschriebenen Hüllen kommt im weiteren Verlaufe der Entwicklung noch eine dritte hinzu, die Sporoduktenhaut, auf die ich später noch zu sprechen komme.



Die ausgebildeten Zysten sind kugelrunde Gebilde von einer sehr variabeln Größe. Der Zysteninhalt schwankt zwischen 0.13 und 0,24 mm im Durchmesser, gemessen dnrch die Anzahl der Schnitte; bei nngefähr 70 Proz. war ein Durchmesser von 0,15 bis 0.2 mm festzustellen. Der Durchmesser der ganzen Zyste (Zysteninhalt plus Hülle) ist also ungefähr durch das Doppelte der Maße gegeben. Diese verschiedene Größe der Zysten wurde bei fast allen untersuchten Gregarinenarten gefunden, so daß dieser Umstand nichts Auffälliges bietet. Hat die Zyste ihre definitive äußere Gestalt angenommen, so sehen wir sie als eine von Hüllen umgebene Kugel, deren Inhalt in zwei unter sich gleiche Halbkugeln geteilt ist, die beiden Syzygiten. Eine Unterscheidung von Proto- und Deutomerit, sowie eine Differenzierung des Plasmas in Ektoplasma nud Entoplasma war bei keiner Zyste, mochte sie auch noch so jung sein, zu beobachten. Auch von den Muskelfibrillen ist keine Spur mehr zu sehen. Dagegen ist die Kutikula auch nach der Enzystierung bei Gregarina ovata noch deutlich zu erkennen und man kann an ihr sehr schön die parallelen Kutikularwülste wahrnehmen. Es ist dies nicht nur bei jungen Zysten aus dem Darm der Fall, wie Fig. 25 zeigt, die einen Schnitt durch die in der Textfigur dargestellte Zyste

bietet, sondern auch bei bereits mit dem Kote entleerten Zysten. In der weiteren Entwicklung wird nun diese Kutikula aufgelöst. Es zeigte sich dies deutlich in einem Präparat, das die Kutikularwülste nicht mehr als vollständig durchlaufende Linien aufwies; sie waren vielmehr durch Lücken unterbrochen und zeigten so einen gestrichelten Verlauf. Dieses Schwinden der Kutikularstreifen geht in den einzelnen Zysten nicht zu der gleichen Zeit vor sich. Während in einer dem Kot entnommenen Zyste die Streifung noch überall deutlich vorhanden war, war in dem aus dem Chylusdarm präparierten, in der Textfigur dargestellten Syzygium ihre Spur nur noch an der Stelle zu sehen, an der die beiden Tiere zusammenlagen. Auch in derselben Zyste verläuft der Vorgang nicht immer gleichzeitig. Die Fig. 26 dient zur Erläuternng dieser Tatsache. In dem einen Syzygiten finden wir die Streifung noch erhalten, in dem andern fehlt bereits jegliche Andeutung von ihr.

Das Vorhandensein einer Kutikula nach vollzogener Enzystierung wurde zuerst von Stein im Jahre 1848 bei Gregarina polymorpha beobachtet, wogegen Bütschli beim Studium der Gregarina blattarum den Eindruck erhielt, „als wenn schon bei der Zusammenkugelung der sich enzystierenden Tiere die Kutikula nicht mehr deutlich bemerkbar wäre". Frenzel beobachtete im Jahre 1884 bei Aggregata, daß die Kutikula in der Zyste „langsam zum Verschwinden gebracht wird, so daß man oft nur noch schwache Reste davon wahrnehmen kann", während er in fertigen jungen Zysten von Gregarina cionae die Kutikula noch unverändert vorgefunden hat.

Der Kern, den wir vor der Enzystierung mit einer ansehnlichen Menge von vakuolär gebauten Kernkörpern erfüllt sahen, tritt uns hier in ähnlicher Gestalt wieder gegenüber, doch zeichnet er sich vor den vorhergehenden Stadien durch eine etwas intensivere Färbung, sowohl des Karyoplasmas als auch der schon etwas kleiner gewordene Kernkörper aus.

Diese Nukleolen geraten nun in Zerfall. Sie erscheinen zunächst noch als ein um einen Hohlraum liegender schwarz gefärbter Ring. Dieser beginnt sodann, sich in mehrere Punkte aufzulösen, die zuerst noch ringförmig angeordnet sind, dann sich aber zu einzelnen, in einem Häufchen unregelmäßig zusammenliegenden Pünktchen trennen. Die einzelnen Stadien dieser Auflösung zeigt Fig. 25. Diese kleinen schwarzen Teilchen liegen zum Schlusse ohne besondere Anhäufungen in der den Kern erfüllenden Punktsubstanz eingelagert, wie dies in Fig. 24 zu sehen ist.

Die Auflösung der Nukleolen ist in den einzelnen Zysten von verschiedener Dauer. Während ich sie einerseits in jungen Zysten aus dem Chylusdarm nur noch in sehr geringer Anzahl vorfand, war andrerseits in Zysten, die aus dem Kot gesammelt waren, der Zerfall kaum eingetreten und es fanden sich die Nukleolen noch in beträchtlicher Anzahl vor.

Der bei Gregarina ovata beschriebenen Art und Weise der Auflösung des Nukleolus nach erfolgter Enzystierung entsprechen die Angaben früherer Beobachter über andere Gregarinenarten. So beobachteten Cuénot (1901) sowie Siedlecki (1900) bei den von ihnen untersuchten Tieren nach der Zystenbildung Größenabnahme und Auflösung der Nukleolen in chromatische Körnchen; Mrazek (1899) dagegen fand ein unverändertes Fortbestehen des Nukleolus im Zytoplasma nach seiner Ausschaltung aus dem Kern. Gänzlich abweichend aber von meiner Beobachtung über den Zerfall der Nukleolen berichtet Marshall (1892) von einer während der Zystenbildung sich schnell wiederholenden Knospung der Nukleolen, wodurch der Kern ebenfalls bald mit lauter Stücken chromatischer Substanz angefüllt ist.

Neben der Auflösung der Kernkörper findet man bei den jungen Zystenstadien sodann die Auflösung der Kernmembran. Die bei der Mehrzahl der ausgebildeten Gregarinen als deutliche, scharf ausgeprägte Grenzlinie sich darbietende Membran des Kernes beobachtete ich an Kernen enzystierter Individuen von größeren oder kleineren Lücken unterbrochen (vgl. Fig. 24). Hier zeigt sich die Auflösung der Membran in ihrem Beginn. Diese Lückenbildung schreitet weiter fort, führt zu einer völligen Auflösung der Kernmembran und liefert so als Resultat eine membranlose Kernsaftmasse. Ebenso wie bei dem Zerfall der Nukleolen konnte ich auch für die Auflösung der Kernmembran feststellen, daß diese zu verschiedenen Zeiten eintritt, daß also die Umänderungen des Kernes nicht Hand in Hand gehen. An Kernen, die noch mit einer erheblichen Anzahl von Nukleolen versehen waren, war schon jede Spur einer Membran geschwunden (Fig. 23), und umgekehrt fand ich die Membran noch deutlich an solchen Kernen vorhanden, bei denen alle Nukleolen den Zerfallprozeß bereits durchgemacht hatten.

Nach den Veränderungen, die zu der Umgestaltung des Kernes geführt haben, ist er zu einer membranlosen Masse geworden, die von einer Grundsubstanz mit kleinen darin eingelagerten, punktförmigen und tiefschwarz gefärbten Körperchen gebildet wird. Als ganz sicher muß man annehmen, daß ein beträchtlicher Teil des Kernes von der weiteren Entwicklung als unbrauchbar ausgeschaltet

wird und sich in feine, tiefschwarz gefärbte Pünktchen auflöst. Diese Körnchen vermißt man stets bei Tieren, deren ursprünglicher Kern noch erhalten ist, auf den späteren Stadien der Zystenentwicklung sieht man sie jedoch immer und zwar in überaus großer Anzahl in der Zyste liegen. Sie liegen hier als ein dichter dunkler Ring an der Peripherie der Zyste nnd umgeben in gedrängter Anordnnng auf beiden Seiten die Scheidewand, die beide Syzygiten seit der Enzystierung trennt und sehr oft nach erfolgter Kernumänderung noch deutlich in ihrem ganzen Verlaufe wahrnehmbar ist.

Die Scheidewand kann nun aber auch auf diesem Stadium ebenfalls bereits im Schwinden begriffen sein. Es ist dann von einer festen, auf den Schnitten als scharfe, doppelkonturierte Linie erscheinenden Grenzschicht fast nichts mehr zu sehen. Sie ist zum größten Teile verschwunden, nur kleine Fetzen finden sich unter Umständen noch nahe der Oberfläche, die sich dann auch auflösen, und die man auf späteren Stadien vergeblich suchen wird. Statt der Grenzwand beobachtet man zunächst noch in ihrem früheren Verlaufe die schwarzen Punkte, die jetzt nach der Oberfläche des nunmehr einheitlichen Zysteninhaltes rücken, um sich dort zu verteilen, vielleicht auch schon zum Teil auf dem Wege dorthin zu verschwinden. Auch diese Auflösuug der Scheidewand geschieht in verschiedenen Zeiten auf verschiedenen Entwicklungsstufen. In einem Exemplare, in dem bereits die ruhenden Kerne der späteren Sporoblasten im Zytoplasma liegen, ist noch eine vollständig erhaltene Scheidewand auf allen Schnitten zu beobachten, bei jüngeren Kernen mit noch nicht vollendeter Kernumänderung kann sie dagegen bereits völlig geschwunden sein. Aus all diesen Umwandlungserscheinungen kann man erkennen, daß man es hier mit zwei Individuen zu tun hat, die noch völlig selbständig sind.

Was folgt nun auf die eben beschriebenen Umänderungen des Kernes? Leider ist es mir trotz großer Mühe, die ich mir bei der Untersuchung einer großen Anzahl von Zysten junger Entwicklungsstadien gegeben habe, unmöglich, eine befriedigende Antwort auf diese Frage zu geben, soweit sie sich auf die zunächst eintretenden Stadien bezieht. Über die Vorgänge, die sich zwischen der Umänderung des Kernes und dem Auftreten von mehrfachen Kernteilungen, die zur Entstehung von Tochterkernen führen, abspielen, kann ich zu meinem Bedauern nur Vermutungen anstellen, ohne definitive, bewiesene Angaben machen zu können.

Mehrere Forscher beschrieben bei Monozystideen die Bildung einer ersten Kernspindel. Nach Cuénot erscheinen nach dem teil-

weisen Zerfall der Nukleolen im Kernsaft Körnchen und kurze Fäden, die sich zu einem Haufen anordnen und die Chromosome eines ersten Teilungskernes — Mikrokernes — bilden. Im Zytoplasma bildet sich unterdessen ein Zentrosoma mit Sphäre; es teilt sich und die zwei Teilprodukte lagern sich an die Kernmembran. An die von ihnen ausgehenden, den Kern durchsetzenden Strahlen heften sich die dem Kernchromatin entstammenden äquatorialen Chromosome an, worauf die Kernmembran zugrunde geht. Wir haben hier also die Ausbildung einer ersten typischen Kernspindel. Die Resultate, die Mrazek (1899) und Siedlecki (1900) erhalten haben, stimmen im allgemeinen mit den soeben mitgeteilten überein. Ebenso haben Caullery und Mesnil (1900) bei Selenidium in ganz ähnlicher Weise die Entstehung der ersten Kernspindel gefunden, nur waren hierbei Zentrosomen nicht zu beobachten. Provazek (1902) fand bei Monozystis agilis Ausfließen von Kernstoff in das Zytoplasma und sodann neben dem unregelmäßigen Kern das Auftreten eines „vom Kern abstammenden Bläschens", das er als „den allein teilungsfähigen Kern" mit dem Mikronukleus Cuénot's vergleicht. Eine diesen Befunden entsprechende Beobachtung des Auftretens einer ersten Kernspindel habe ich bei den Zysten von Gregarina ovata nicht machen können. Auch Cuénot konnte bei den von ihm untersuchten Polyzystideenformen die Bildung einer ersten Kernspindel nicht nachweisen. Er fand im wesentlichen dieselben Veränderungen des ursprünglichen Kernes wie bei seinen Monozystideen, sowie das Auftreten von Tochterkernen, deren Entstehung er jedoch nicht verfolgen konnte. Berndt (1902) ist in seiner Arbeit über die Gregarinen aus dem Darm der Larve von Tenebrio molitor in nicht besserer Lage. Auch ihm war es nicht möglich, die erste Kernspindel aufzufinden. Er kommt deshalb zu der Vermutung, daß eine erste Kernspindel gar nicht auftritt, und meint, daß „wegen des großen Ballastes an Reservenahrungsstoffen, immerhin eben aus mechanischen Gründen, Kernvermehrung ohne jene erste Spindel denkbar" sei. Ich möchte mich dieser von Berndt ausgesprochenen Vermutung nicht ohne weiteres anschließen und eher annehmen, daß diese erste Kernteilung einen äußerst schnellen Verlauf nimmt, und daß es bisher nicht gelungen ist, gerade dieses Stadium anzutreffen. Ich hoffe deshalb, daß es bei der weiteren Untersuchung dieser Verhältnisse gelingen wird, die erste Kernteilungsfigur, wie sie bei den Monozystideenformen beobachtet wurde, auch bei unserer Form aufzufinden. Während sich noch die oben ausführlich beschriebenen Umänderungs- und Auflösungsvorgänge an dem Kern und der die

Syzygiten trennenden Scheidewand abspielen, kann man in dem meist noch getrennten Zytoplasma Kernspindeln von typischer Gestalt auftreten sehen, wie ich sie in Fig. 27 wiedergegeben habe. Diese Zeichnung ist aus verschiedenen Schnitten kombiniert worden, die jedoch zu ein und derselben Zyste gehörten. Ich sah mitunter das Auftreten dieser Tochterkernspindeln bereits in noch nicht mit dem Kote entleerten Zysten, die dem Darmkanal entnommen und hierauf sofort konserviert worden waren. Zur Zeit des Auftretens der Spindeln brauchte die Kernumänderung noch nicht ganz vollendet zu sein. Diese Tatsache zeigt, daß die Bildung der vor den Tochterkernteilungen eventuell auftretenden ersten Kernspindel wirklich mit sehr großer Geschwindigkeit vor sich geht. Die Kernspindeln fand ich in der typischen Gestalt; das Vorhandensein von Zentrosomen konnte ich dabei bestätigen. Der Verlauf der Mitose soll hier nicht näher beschrieben werden, vielmehr soll die Darlegung dieser Vorgänge der weiteren Bearbeitung der Fortpflanzungsvorgänge vorbehalten bleiben. Das Resultat der mitotischen Kernteilungen sind zahlreiche Tochterkerne, die in dem Zysteninhalt liegen und noch kein Zytoplasma um sich gesammelt haben. Sie zeigen, wie dies auch in Fig. 28 dargestellt ist, eine Membran, der mehrere chromatische Körnchen anliegen. Diese ruhenden Tochterkerne teilen sich wieder, und die Teilprodukte begeben sich nun auf die Wanderung nach der Peripherie der Zyste hin, wo man sie auf einem weiteren Stadium liegen sieht. Sie haben sich noch nicht mit einer Zytoplasmazone umgeben. Ob diese Kerne sich an der Oberfläche der Zyste nochmals teilen, um so je zwei Sporoblastenkerne zu liefern, oder ob sie bereits endgültig die Sporoblastenkerne darstellen, konnte ich nicht definitiv feststellen. Nach einer Reihe von Bildern, die sich mir in einem Präparat boten, erscheint mir eine nochmalige Teilung an der Peripherie sehr wahrscheinlich zu sein. Auch spricht der Umstand, daß die Kerne der ausgebildeten Sporoblasten erheblich kleiner sind, sehr für diese Annahme. Die an der Peripherie der Zyste liegenden Kerne grenzen jetzt eine Protoplasmaschicht um sich ab und werden so zu den kugeligen oder ovalen Gebilden, denen A. Schneider den allgemein angenommenen Namen „Sporoblasten“ gegeben hat.

Während man früher über Kopulationsvorgänge bei der Vermehrung der Gregarinen völlig im Unklaren war, schien Wolters im Jahre 1891 Aufklärung zu bringen. Wolters wollte Richtungskörperbildung der Syzygiten mit nachfolgendem Austausch chromatischer Elemente der beiden Kerne festgestellt haben. Seine wohl

an nicht genügend konserviertem Material angestellten Untersuchungen konnten von den späteren Autoren nicht bestätigt werden. Im Jahre 1900 hat dann Siedlecki den wahren Sachverhalt dadurch feststellen können, daß er bei Monocystis ascidiae die Konjugation der Sporoblasten entdeckte. In den in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten wurde u. a. von Cuénot, Prowazek, Léger diese Tatsache für eine Reihe von Gregarinenarten ebenfalls als geltend bewiesen und man darf annehmen, daß allgemein bei den Gregarinen der Konjugations- oder Befruchtungsakt zur Zeit des Sporoblastenstadiums vor sich geht. Bevor jedoch eine Konjugation eintritt, sehen wir bei den Sporoblasten unserer Form eine eigenartige Erscheinung auftreten, die auf den ersten Blick lebhaft an die Richtungskörperbildung bei der Eireife der Metazoen erinnert.

Der Kern, der nach der Bildung der Sporoblasten in der Mitte des Zytoplasmabezirks lag, rückt etwas gegen die Oberfläche hin und bildet eine Spindel. Wir wollen sie mit Schaudinn, der Reduktionskörperbildung bei der Enzystierung von Actinophrys studierte, Reduktionsspindel nennen. In einer typischen Karyokinese werden zwei Tochterplatten gebildet, von denen die eine im Sporoblasten zurückbleibt und sich allmählich zum endgültigen Sporoblastenkern abrundet, während die andere sich ebenfalls konzentriert und als Reduktionskörper abgeschnürt wird. Diese Vorgänge sind in Fig. 29a—c abgebildet. Herr cand. rer. nat. Schnitzler, der im hiesigen Institut diese Untersuchungen weiter fortsetzt, hat, da ich leider zum Abbrechen meiner Untersuchungen genötigt war, an meinen Präparaten die in Fig. 29a dargestellte, sehr schön ausgebildete Reduktionsspindel aufgefunden. Wir haben hier eine mitotische Kernteilungsfigur vor uns, welche mit der von den Metazoen bekannten eine große Übereinstimmung zeigt, und die vor allem auch die Zentrosomen sehr deutlich erkennen läßt. Mehr als nur einen abgeschnürten Reduktionskörper habe ich nicht feststellen können. Gerade diese hier zuletzt berührten sowie die auf sie folgenden Vorgänge sollen noch eine eingehende Bearbeitung erfahren.

Vergleicht man diese Verhältnisse mit denen der Metazoen, so liegt die Vermutung nahe, daß man es in den reduzierenden Sporoblasten mit weiblichen Elementen zu tun hat, die nach der Ausstoßung der Reduktionskörper eine Konjugation mit anderen Sporoblasten eingehen, welche vielleicht keine Reduktionskörper ausgestoßen haben und sich so als den männlichen Elementen der Metazoen homolog erweisen. Vorläufig ist dies allerdings nur eine Vermutung, die jedoch in den von anderen Protozoen und den Metazoen bekannten

Verhältnissen eine Stütze findet. Eine bloße Vermutung ist es deshalb umsomehr, als ich einen Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Sporoblasten oder den beiden Syzygiten nicht feststellen konnte und also die Frage ihres Verhaltens hinsichtlich der Bildung von Reduktionskörpern nicht zu beantworten vermochte.[1])

Nach der von mir nicht weiter studierten Konjugation der Sporoblasten umgeben sich die verschmolzenen Individuen mit zwei Hüllen, der Epispore und Endospore, und gehen in den endgültigen Zustand der sog. Sporozysten über, indem sich ihr Kern in acht Teilkerne teilt, die sich mit Zytoplasmapartien umgeben und zu den Sporozoiten werden. Die Sporozysten sind schon im Jahre 1885 von A. Schneider in seiner Arbeit: „Sur les Spores de Clepsidrina ovata" genau beschrieben worden. Die von diesem Autor gemachte Beobachtung des Vorkommens von Makro- und Mikrosporen entspricht jedoch nicht den Tatsachen.

Die zuerst an der Peripherie des Zysteninhaltes gelegenen Sporozysten fangen nun an, sich gegen die Mitte der Zyste zu bewegen, während der bei der Fortpflanzung unverbraucht gebliebene Zytoplasmarest sich nach der Peripherie zusammenzieht und sich hier als ein feingekörnelter Kreisring anlegt (Fig. 31). Auf diesem Stadium sieht man auch sehr schön die noch eingestülpten Sporodukte; sie sitzen an der Sporoduktenhaut, der dritten feinen Hülle, die nach der Bildung der Sporoblasten stets zu sehen ist, fest und zeigen an ihrem Grunde einen Hof ganz feinen Zytoplasmas. Als feiner Schlauch ragen sie in das Innere der Zyste. Nach Eintreten der völligen Reife wird der Schlauch handschuhfingerartig nach außen gestülpt und entläßt durch sich die in langer Kette hintereinander liegenden Sporozysten in das Freie. Diese gelangen hierdurch auf den Kot oder doch in seine unmittelbare Nähe und gelangen dann mit verunreinigter Nahrung in den Darm eines neuen Wirtes.

III.

Entwicklung.

Die in den Darm eines Ohrwurms gelangten Sporozysten von Gregarina ovata öffnen sich hier unter der Einwirkung des Darm-

[1]) Nach den neueren Untersuchungen von Meves sollen auch bei der Spermatogenese (der Hymenopteren) Richtungskörper gebildet werden. Anatom. Anzeiger 24. Bd. 1903.

saftes und lassen ihre acht Sporozoite austreten. Es soll nun im folgenden der Entwicklungsgang dieser Sporozoite, vom ausgetretenen Keim bis zur fertig ausgebildeten Gregarine, geschildert werden. Diese Entwicklung beginnt mit dem Eindringen des kleinen ovalen Sporozoits in eine Darmepithelzelle. In Fig. 7 ist dieses Eindringen dargestellt. Das Tier befindet sich bereits mit einem kleinen Teile seines Körpers in der Zelle, während der größere, den Kern enthaltende Teil noch in das Darmlumen hinausragt. Der Kern erscheint hier noch als ein undifferenziertes stark gefärbtes Klümpchen. Der Sporozoit dringt nun weiter in die Zelle ein, und bald sehen wir ihn in der Zelle liegen, völlig umschlossen von ihrem Zytoplasma (Fig. 8). Um den Kern bemerken wir eine helle Zone, die nach außen hin von kreisförmig angeordneten Punkten begrenzt ist. In der Wirtszelle wächst nun das Tier, die Punkte um den Kern legen sich zu einer punktierten Linie zusammen, die auf dem folgenden Stadium beginnt sich zu einer festen Linie zu verdichten; als solche tritt sie uns dann in Fig. 11 entgegen. Das Tier wächst weiter, nimmt eine birnförmige Gestalt an und beginnt aus der Wirtszelle auszuwandern. In Fig. 12 sehen wir das auswandernde Tier noch zapfenförmig mit dem größten Teile seines Körpers in der Epithelzelle des Darmes stecken. Der Kern ist, abgesehen von der Größenzunahme, derselbe geblieben. Das Protoplasma ist nicht durchweg gleichförmig gefärbt, sondern erscheint an dem spitz zulaufenden Teile des Tieres bedeutend heller als am anderen Teile. Wir haben hier die erste Andeutung des später auftretenden Epimerits vor uns. Das Tier rückt nun weiter aus der Wirtszelle heraus und steckt in dieser schließlich nur noch mit einem geringen Teile seines Körpers. Dieses Stadium zeigt uns Fig. 13. Nachdem dieses Stadium durchlaufen ist, sieht man an der jungen Gregarine die erste Differenzierung auftreten, indem sich das Epimerit absondert von dem noch ungetrennten übrigen Teil der Gregarine, der das zukünftige Proto- plus Deutomerit umfaßt. Beide Teile werden durch eine deutliche Grenze getrennt, die sich als eine feine, aber gut ausgeprägte Linie darbietet. Der übrige Teil des Zytoplasmas ist aber keineswegs völlig gleichmäßig gebaut, sondern zeigt schon die Andeutung seiner künftigen, differenzierten Gestaltung. Das Plasma des späteren Protomerits zeigt einen großwabigen Bau und erscheint demnach auch bedeutend heller als der engmaschig gebaute Teil, das spätere Deutomerit. Eine scharfe Grenzlinie ist jedoch in diesem Stadium noch nicht vorhanden; sie tritt erst nach der Absonderung des Epimerits auf. Wir sehen dann eine scharfe Grenze auch

zwischen Proto- und Deutomerit auftreten. Das Epimerit steckt in der Wirtszelle, auf dieses folgt das heller gefärbte großwabige Protomerit und auf dieses das den Kern enthaltende Deutomerit, das stets dunkler gefärbt erscheint. Dies ist ja auch nicht im geringsten irgendwie auffällig, wenn man an die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma denkt, welche diese dunklere Färbung hervorrufen und auch die Veranlassung zu dem Auftreten jenes intensiver gefärbten Hofes z. T. mit Strahlungen sind, wie wir dies in den Figuren 15—17 sehen. Ich habe bereits oben bei Darstellung der Kernverhältnisse auf diese Tatsache hingewiesen. Nach diesen Umwandlungen hat Gregarina ovata den ersten Teil ihrer Entwicklung durchlaufen. Die Epimeritform ist fertig gestellt, wie sie uns in Fig. 16 entgegentritt. So sehen wir diese Form in großer Menge mit ihrem Epimerit in den Darmepithelzellen stecken und zwar besonders in den Partien des Mitteldarmes, die sich dem Chylusdarm anschließen.

Wir haben es somit bei Gregarina ovata mit einer während ihres ersten Teiles völlig intrazellulär verlaufenden Entwicklung zu tun, und diese Form schließt sich daher dem früher als allgemein betrachteten Entwicklungsmodus der Gregarinen an. In neuester Zeit (1900, 1901) fanden Léger und Duboscq, daß eine Reihe von Polyzystideen von dieser Entwicklungsweise abweichen und niemals ein völlig intrazelluläres Stadium durchmachen; dasselbe beschreibt Cuénot von seiner Gregarina blattarum (1900). Die Tiere sitzen vielmehr stets nur mit einem Teile ihres Körpers in einer Zelle, ohne jemals völlig von ihr umschlossen zu werden. Léger und Duboscq kamen nach Untersuchung einer Reihe von Polycistideenformen (Pyxinia Möbuszi, Pterocephalus nobilis, Gregarina munieri, Gregarina acridiorum) zu dem Schlusse, daß bei der typischen Entwicklung der Actinocephaliden kein intrazelluläres Stadium vorkommt.

Wenn diese Verhältnisse für die von den Verfassern beschriebenen Arten auch stimmen werden, so sind diese doch in der Verallgemeinerung ihrer Befunde wohl etwas zu weit gegangen. Dies zeigt außer der oben gegebenen Schilderung der Entwicklung unserer Form auch die neue Arbeit von Arthur Berndt (1902), der bei seiner Gregarina cuneata ein völlig intrazelluläres Entwicklungsstadium feststellen konnte.

Die Epimeritformen, deren Entwicklung wir im vorigen verfolgt haben, sieht man jedoch nicht nur in den Zellen sitzen, sondern auch frei im Darmlumen kann man solche Formen antreffen. Diese

besitzen dann allerdings nicht mehr die typische Gestalt mit kugeligem Epimerit, wie Fig. 16 zeigt, sondern es sitzt dies dem Protomerit als flache, sehr intensiv gefärbte Kappe auf. Wir schließen hieraus, daß das Epimerit bei unserer Form nicht in der Wirtszelle zurückgelassen, sondern zurückgebildet wird. Den Verlauf dieser Rückbildung zeigen uns die Fig. 18—20. In Fig. 18 zeigt das Epimerit eine dunklere Färbung und hat schon eine etwas flachere Gestalt angenommen. Die Färbbarkeit des Protoplasmas des Epimerits wird zugleich mit dem weiteren Schwinden desselben immer intensiver; sie hat entweder ihren Grund in einer dichteren Fügung des Plasmas, oder in Veränderungen anderer Natur, die in dem degenerierenden Epimerit vor sich gehen. (Bei degenerierenden Zellen findet man ja häufig eine stärkere Färbbarkeit des Zytoplasmas.) Am Ende des Rückbildungsvorganges sehen wir den Rest des ursprünglichen Epimerits als eine ganz flache, stark gefärbte Schicht auf dem Protomerit aufliegen und später ganz in die Kutikula übergehen.

Eine Rückbildung des Epimerits hat auch Frenzel (1892) in seiner Arbeit „Über einige argentinische Gregarinen" feststellen können, nur ist dort die Art und Weise der Rückbildung eine andere. Die Annahme Frenzel's, daß das absorbierte Epimerit „schließlich in gänzlich zusammengeschrumpfter Form wie ein Deckel das Protomerit nach vorne hin absperre und völlig in die Kutikula übergehe", sehen wir für unsere Form bewiesen.

Nach dieser Reduktion des Epimerits ist die Gregarine in die Form gebracht, in der sie uns meistens entgegentritt und in Menge den Darm, vor allem den Chylusdarm bewohnt (Fig. 1). Hat sie durch weiteres Wachstum ihre endgültige Größe erlangt, so schreitet sie wieder zur Konjugation und beginnt von neuem den mitgeteilten Fortpflanzungs- und Entwicklungsvorgang.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. E. Korschelt für das meiner Arbeit stets entgegengebrachte fördernde Interesse meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Marburg, Dezember 1903.

Literaturverzeichnis.

Berndt, A.: Beitrag zur Kenntnis der im Darme der Larve von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen. Arch. f. Protistenk. I. 3. 1902.

Bütschli: Protozoa in Bronn's Klassen u. Ordn. des Tierreichs 1880—82.

Caullery et Mesnil: Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines. Arch. Anat. Micr. P. 3 Paris 1900.

Cuénot, L.: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de biologie XVII 1901.

Desmarest in d'Orbigmys Dictionnaire d'histoire naturelle Bd. 6 1845.

Dufour, L.: Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes coléoptères. Ann. sc. nat. Paris S. 1 T. 18 1826.

—: Note sur la Grégarine, nouveau genre de ver qui vit en troupeaux dans les intestins de divers insectes. Ann. sc. nat. Paris 1, 13 1828.

Frantzius, v.: Einige nachträgliche Bemerkungen über Gregarinen. Arch. f. Naturgesch. 14, 1 1848.

Frenzel, J.: Über einige in Seetieren lebende Gregarinen. Arch. f. mikr. Anatomie XXIV 1884.

—: Über einige argentinische Gregarinen. Zeitsch. f. Naturwissenschaft XXVII N. F. XX 1892.

Hertwig, R.: Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. I. 1.

Korschelt, E.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abt. Anat. III 1889.

Léger, L.: Recherches sur les Grégarines 1892.

Léger et Duboscq: Les grégarines et l'épithélium intestinal. Paris 1900.

—: Sur les premiers stades du développement de quelques Polycystidées. Paris 1901.

Marshall, W. St.: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. Arch. f. Naturgesch. 59, I 1893.

Mrázek, M.: Studia o Sporochoich I Dèleni jaderné a spornlace Gregarin. Vorl. Mitteil. in Sitz.-Ber. k. Böhm. Ges. Wiss. 1899 Nr. XXV 9 p.

Provazek, S.: Zur Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. I 1902.

Schaudinn, Fr.: Über die Kopulation von Actinophrys sol Ehrbg. Sitz.-Ber. Akad. Berlin 1896.

Schewiakoff, W.: Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 58 1894.

Schneider, A.: Sur quelques points de l'histoire de genre Gregarina. Arch. Zool. expér. et génér. 1, 9 1873.

—: Contribution à l'histoire des grégarines des invertébrés à Paris et Rocoff. Arch. Zool. expér. et générals 4 1875.

—: Sur les spores de Clepsidrina ovata. Tabl. zool. I 1885.

Siebold, v.: Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere. Müller's Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1837.

Siedlecki, M.: Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae. Bull. intern. Ac. Sc. Cracovie 1899.

Stein: Über die Natur der Gregarinen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. Berlin 1848.

Wolters: Die Konjugation und Sporenbildung bei den Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. XXXVII.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Fig. 1. Gregarina ovata, erwachsenes Tier.
Fig. 2 u. 3. Kernformen der Gregarine.
Fig. 4. Querschnitt (Kutikularwülste).
Fig. 5 u. 6. Längsschnitt; Bau und Verlauf des Ektoplasmas.
Fig. 7. Eindringen des Sporozoits in eine Darmepithelzelle.
Fig. 8—11. Heranwachsen des Sporozoits.
Fig. 12 u. 13. Der Sporozoit verläßt die Epithelzelle.
Fig. 14. Ausbildung der Scheidewände.
Fig. 15, 16 u. 17. Hof um den Kern der Gregarine.
Fig. 17. Individuum mit zwei Nukleolen im Kern.
Fig. 18—20. Rückbildung des Epimerits.

Tafel VI.

Fig. 21. Verlauf der Kutikularwülste an einem Körperpol.
Fig. 22. Die Muskelfibrillen und Queranastomosen.
Fig. 23, 24, 25. Die Umwandlungsvorgänge des Kerns.
(23 — 25 — 24 Auflösung der Nukleolen,
24 — 25 — 23 Auflösung der Kernmembran.)
Fig. 26. Kutikula in einem Syzygiten.
Fig. 27. Kernteilungen.
Fig. 28. Ruhende Tochterkerne.
Fig. 29. Sporoblasten mit Reduktionskörperbildung.
a—e stärker vergrößert. a Reduktionsspindel: b Tochterplatten
c, d, e Abschnürung des Reduktionskörpers.
Fig. 30. Sporozysten im Anfangsstadium an der Peripherie der Zyste (Zystenhülle und Sporoduktenhaut).
Fig. 31. Fertig ausgebildete Sporozysten; Sporodukt (noch eingestülpt).

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Bau und Entwicklung der Gregarinen.

I. Teil:

Die Sporozoiten, die Wachstumsperiode und die ausgebildeten Gregarinen.

(Zusammenfassende Übersicht.)

Von

Priv.-Doz. Dr. **M. Lühe** (Königsberg i. Pr.).

(Hierzu 31 Textfiguren.)

„Während noch vor wenigen Jahren die Gregarinen unter den Sporozoen die bestbekannten waren und der ganzen Klasse den Namen gaben, hat sich das Verhältnis heutzutage fast umgekehrt: viele Punkte, welche sich in der Sporozoenkunde als besonders wichtig erwiesen haben, sind bei den Gregarinen noch zweifelhaft oder ganz unbekannt." Mit diesen Worten leitete Doflein noch im Jahre 1901 die Besprechung der Gregarinen in seinem Lehrbuch der „Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger" ein, und in der Tat wird durch dieselben der Stand unseres Wissens zur Zeit der Jahrhundertwende treffend gekennzeichnet. In den letzten Jahren ist nun aber auch über die Lebensgeschichte der Gegarinen mehr Licht verbreitet worden. Eine Reihe wichtiger Arbeiten haben unsere Kenntnisse dieser Protozoenordnung wesentlich gefördert, aber nur die ersten Anfänge dieser wissenschaftlichen Fortschritte haben bereits in Doflein's Lehrbuch hineingeleuchtet, nachdem ich selbst in meinen früher erschienenen „Ergebnissen der neueren Sporozoenforschung" nur noch in einigen während der Korrektur gemachten Zusätzen auf diese damals beginnenden Fortschritte hatte

hinweisen können. Die rüstig vorwärts schreitende Forschung hat es mit sich gebracht, daß das an den Eingang gestellte Zitat heute nicht mehr ganz zutrifft und daß Doflein's Besprechung der Gregarinen ebensowohl wie meine eigene heute bereits soweit veraltet ist, daß eine neuerliche zusammenfassende Darstellung unserer Kenntnisse von den Gregarinen zum Bedürfnis geworden ist. In den nachfolgenden Zeilen will ich, einer Bitte des Herausgebers dieser Zeitschrift entsprechend, den Versuch machen, durch zusammenfassende Besprechung der neueren Forschungsresultate diesem Bedürfnis abzuhelfen.

Ich werde hierbei nacheinander besprechen:

I. Die Sporozoiten der Gregarinen.

II. Die Wachstumsperiode der Gregarinen.

Allgemeines. (Gruppierung der Gregarinen nach den Verschiedenheiten ihrer Beziehungen zum Darmepithel ihrer Wirte.)

A. Die Wachstumsperiode der monocystiden Gregarinen.

1. Monocystide Darmgregarinen.
   a) *Lankesteria ascidiae* (Lank.).
   b) Andere monocystide Darmgregarinen.
2. Monocystide Cölomgregarinen.
   a) Cölomgregarinen der hemimetabolen Insekten.
   b) Cölomgregarinen der Anneliden.
   c) Cölomgregarinen der Echinodermen.
   d) Gregarinen im Parenchym von Turbellarien und Nemertinen.

B. Die Wachstumsperiode der polycystiden Gregarinen.

Allgemeines. (Aimé Schneider's Auffassung von der Entwicklung der polycystiden Darmgregarinen und der Nachweis von deren Irrtümlichkeit.)

1. Polycystide Darmgregarinen der Arthropoden ohne intrazelluläre Stadien.
   a) *Pyxinia.*
   b) *Pterocephalus.*
   c) *Stylorhynchus* und *Gregarina.*
2. Polycystide Darmgregarinen der Arthropoden mit intrazellulärem Wachstum.

3. Die Cölomgregarinen der Arthropoden, deren Zusammengehörigkeit mit polycystiden Darmgregarinen Léger annimmt. („Formes cœlomiques" im Gegensatz zu den unter A. 2 besprochenen „Formes cœlomiques pures.")
   a) Die Cölomgregarinen der holometabolen Insekten.
   b) Die Cölomgregarinen der Crustaceen (Gattung *Aggregata*).

Anhang: Die Darmgregarinen der Anneliden, mit besonderer Berücksichtigung der Selenidien.

III. Die ausgebildeten Gregarinen.

1. Die Formverhältnisse der Gregarinen und die Sonderung verschiedener Körperabschnitte.
2. Der Kern der Gregarinen.
3. Ekto- und Endoplasma und ihre Differenzierungen.
4. Bewegung und Ernährung der Gregarinen.

In einem II. Teil wäre dann später noch die Fortpflanzung der Gregarinen zu besprechen, und daran anschließend hätte dann zum Schluß noch eine Besprechung der Pathologie der Gregarinen-Infektion sowie der Stellung der Gregarinen im zoologischen System zu folgen.

I. Die Sporozoiten der Gregarinen.

Die Sporozoiten der Gregarinen sind von Aimé Schneider zuerst beobachtet und geschildert worden. Von ihm erhielten sie auch den später so viel gebrauchten Namen „sichelförmige Körperchen" in Rücksicht darauf, daß es längliche Gebilde sind, welche meist nicht ganz gestreckt, sondern leicht gebogen erscheinen (vgl. Schneider 1876 u. 1882, 2). Bis vor kurzem gingen aber unsere Kenntnisse von diesen Sporozoiten kaum über das hinaus, was bereits Aimé Schneider erkannt hatte. Nur über die Lage des Kernes wurden vereinzelte präzisere Angaben gemacht. Nicht Porter (1897, 1), wie Léger und Duboscq (1902, 3) annehmen, sondern Minchin (1893) war, soweit ich die Literatur kenne, der erste, der die endständige Lage des Sporozoitenkernes erkannte, und zwar bei Cystobia holothuriae und Cystobia irregularis — die nach Minchin kopierte Fig. 96

bei Labbé (1899), die bei den Sporozoiten von Cystobia irregularis zentral gelegene Kerne zeigt, ist ungenau. Minchin vergleicht den Kern der Sporozoiten, der nur noch von einer kleinen konischen Spitze überragt wird, direkt mit einem Kopf, und den jener Spitze abgewandten Plasmakörper mit einem beweglichen Schwanz. Bald darauf fand Bosanquet (1894), daß auch bei einer Monocystisart aus den Samentaschen von Lumbricus herculeus (Sav.) [Monocystis herculea Bosanquet = Monocystis tenax (Duj.) var. herculea Labbé] der Kern nahe dem einen Ende der Sporozoiten liege, und einige Jahre später betonte Porter (1897, 1) für eine weitere Art, Monocystis clymenellae Porter aus der Leibeshöhle von Clymenella torquata (Leidy) die völlig endständige Lage des Sporozoitenkernes. Genauere Angaben über die Sporozoiten verschiedener Gregarinenarten haben jedoch erst neuerdings Léger und Duboscq (1902, 3) gemacht.

Nach diesen Angaben scheint eine Sonderung des Plasmas in Ekto- und Endoplasma bei den Sporozoiten der Gregarinen ebenso wenig ausgeprägt zu sein wie bei den Sporozoiten der Coccidien. Desgleichen fehlen gröbere Einschlüsse im Plasma vollkommen, so daß dieses fast hyalin erscheint. Bei Gregarina acridiorum Léger ist seine Durchsichtigkeit so groß, daß die Sporozoiten nur mit großer Mühe zu erkennen sind. Auch bei den Sporozoiten von Stylorhynchus longicollis wird das Plasma als „homogène pen réfringent" und bei denen von Pterocephalus nobilis als „clair" und „très transparent" bezeichnet, während das Plasma der Sporozoiten von Pyxinia möbuszi Léger und Duboscq etwas stärker lichtbrechend zu sein scheint. Wabige Plasmastruktur ist noch bei keiner Art nachgewiesen worden, ohne daß deswegen ihr Vorhandensein zweifelhaft erscheinen könnte.

Auch darin gleichen die Sporozoiten der Gregarinen denen der Coccidien, daß ihr Vorderende in der Regel scharf zugespitzt ist und ein durch größere Beweglichkeit und anscheinend etwas konsistenteres Plasma ausgezeichnetes „Rostrum" bildet, während das Hinterende leicht abgerundet oder doch weniger scharf zugespitzt endet. Es handelt sich offenbar um eine Differenzierung, die speziell das Eindringen in die Epithelzellen des Wirtes zu erleichtern bestimmt ist. Besonders auffällig ist dieselbe bei Stylorhynchus longicollis F. St. und Pyxinia möbuszi Léger und Duboscq, bei deren Sporozoiten das als „Rostrum" ziemlich scharf abgesetzte Vorderende sich in andauerndem Wechsel bald nach rechts und bald nach links krümmt, „als wenn es etwas suche". Auch Pyxinia

frenzeli Laveran und Mesnil scheint sich vollkommen gleich zu verhalten. Für dichtere Konsistenz des Plasmas spricht die stärkere Färbbarkeit dieser beweglichen Vorderenden der Sporozoiten.

Bei den beiden Arten der Gattung Gregarina, welche Léger und Duboscq untersucht haben, wird eine stärkere Beweglichkeit des Vorderendes nicht ausdrücklich betont. Wohl aber findet sich die Angabe, daß auch bei Gregarina acridiorum, und ähnlich bei Gregarina munieri, das Vorderende der Sporozoiten zugespitzt ist, und zwar schärfer zugespitzt als das Hinterende, und daß es ähnlich wie das „Rostrum" der vorhin genannten Arten bei Färbung mit Eisenhämatoxylin den Farbstoff länger festhält als das übrige Plasma.

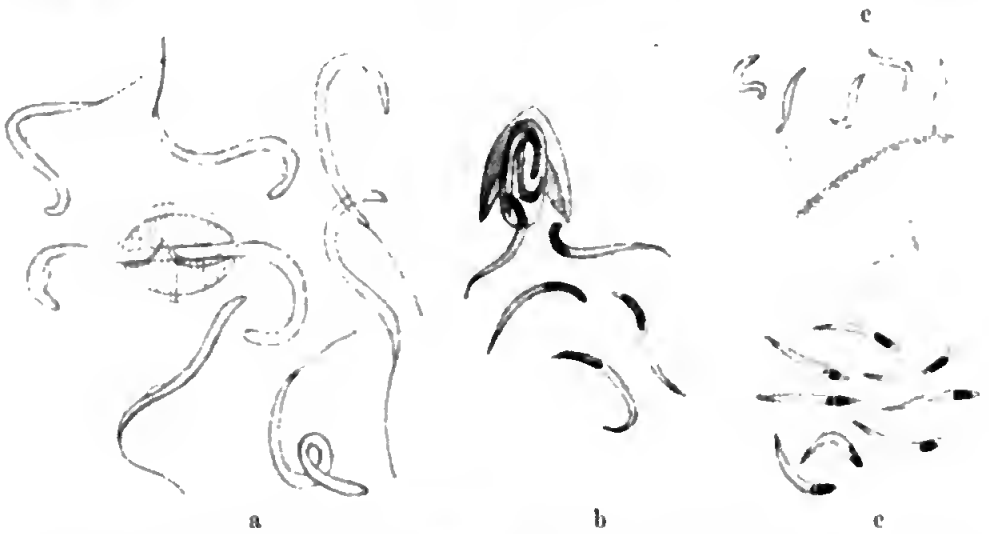


Fig. 1. Sporozoiten verschiedener Gregarinenarten, nach Léger und Duboscq (1902, 3). a) Sporozoiten von Diplocystis major, aus der Kopulationscyste ausschlüpfend. Nach dem Leben. Vergr. 2000: 1. — b) Dgl. von Pterocephalus nobilis. Nach einem gefärbten Präparat. Vergr. 1400: 1. — c) Sporozoiten von Pyxinia möbuszi, sich am Darmepithel von Anthrenus verbasci fixierend. Nach dem Leben. Vergr. 1250: 1. — d) Einzelne Sporozoiten von Gregarina munieri. Vergr. 1000: 1.

Die Sporozoiten von Pterocephalus nobilis sind sehr viel schlanker als die der meisten anderen Arten, ihre Zuspitzung nach dem Vorderende zu ist dementsprechend eine sehr allmähliche (vgl. Fig. 1 b). Ihre Bewegungen sind sehr viel weniger lebhaft als bei den anderen Arten, aber die vordere, stärker hyaline Hälfte ist beweglicher als die hintere, und das zugespitzte Vorderende färbt sich auch hier wieder etwas stärker als der übrige Körper.

Ganz abweichend fanden Léger und Duboscq die Sporozoiten

von Diplocystis major Cuénot (vgl. Fig. 1a u. Fig. 2). Hier läuft das Vorderende nicht in eine solche scharfe Spitze aus, wie bei den anderen Arten, sondern endet leicht abgerundet. Das Hinterende aber trägt einen langen fadenförmigen Anhang, welcher keine eigenen Bewegungen zeigte und daher trotz sonstiger Ähnlichkeit im Aussehen keine Geißel darstellt. Dieser innerhalb der Gregarinen bisher ohne Analogie dastehende Anhang liegt nicht genau in der Verlängerung der Längsachse des Körpers, sondern scheint vielmehr ein wenig vor dem Hinterende desselben zu entspringen. Der in Fig. 2b abgebildete Sporozoit zeigt namentlich insofern ein abweichendes Verhalten, als er die in Fig. 1 und Fig. 2a nicht dargestellte und von Léger und Duboscq auch ausdrücklich als nicht vorhanden angegebene scharfe Zuspitzung des Vorderendes sehr deutlich erkennen läßt, ebenso die stärkere Färbbarkeit des Vorderendes. Sollte dies etwa darauf hinweisen, daß die Sporozoiten von Diplocystis major bei längerer Einwirkung der Darmsäfte ihres Wirtes noch diesbezügliche Veränderungen erleiden und sich dadurch dem allgemeinen Schema der Gregarinensporozoiten mehr nähern? Eine andere Erklärung wüßte ich jedenfalls zur Zeit nicht zu geben. Vollkommen entsprechen die Sporozoiten von Diplocystis jenem allgemeinen Schema freilich erst, nachdem sie in das Darmepithel ihres Wirtes eingedrungen sind, da dann auch der fadenförmige Anhang des Hinterendes geschwunden ist und das Hinterende stumpf abgerundet endet (vgl. Fig. 2c).

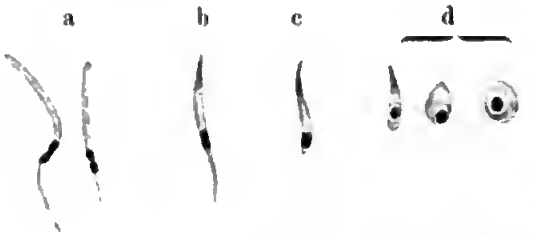


Fig. 2. Sporozoiten von Diplocystis major und deren Umwandlung zur jungen Gregarine. Nach fixierten und gefärbten Präparaten. Nach Léger und Duboscq (1902, 3). a) Zwei reife Sporozoiten. — b) Freier Sporozoit aus dem Darmlumen von Gryllus domesticus. — c) Ein Sporozoit, der auf der Wanderung durch das Darmepithel begriffen ist. — d) Drei etwas ältere Stadien aus der Bindegewebshülle des Darmes. Vergr. von a 1350:1, von b—d 1000:1.

Der Kern der Sporozoiten liegt bei allen bisher daraufhin genauer untersuchten Arten mit der einzigen Ausnahme von Stylorhynchus longicollis (F. St.) in der Nähe des einen Endes (vgl. Minchin 1893, Bosanquet 1894, Porter 1897, 1, Léger und Duboscq

1902, 3), und zwar in der Nähe des Hinterendes, nicht am Vorderende, wie Minchin (1893) und Porter (1897, 1) annahmen, obwohl Porter selbst aus der Cyste ausschlüpfende Sporozoiten gezeichnet hat, bei welchen das vom Kern abgewandte Ende in der Bewegung voran gerichtet ist. Diese gesetzmäßige Lage des Kernes, welche durch Fig. 1b, 1c und 2a erläutert wird und welche unter den Coccidien bei Adelea ovata ihr Analogon findet, ist bisher beobachtet worden bei Arten der Gattungen Monocystis, Diplocystis, Cystobia, Gregarina, Pyxinia, Pterocephalus. Bei Stylorhynchus longicollis liegt dagegen der Kern ungefähr in der Mitte des Sporozoiten, ähnlich wie dies bei den Sporozoiten der Malariaparasiten (Plasmodium) der Fall ist und auch bei den Coccidien die Regel zu sein scheint (vgl. Fig. 3a). Eine ähnliche Lage des Kernes in der Mitte des Sporozoiten ist nun freilich auch sonst vielfach gezeichnet worden in Abbildungen der reifen „Sporen" (Pseudonavicellen, Sporocysten) verschiedener Gregarinenarten. In allen diesen Abbildungen ist aber ganz augenscheinlich die Eintragung der Sporozoiten in die „Spore" in so offensichtlich schematischer Weise erfolgt, daß diesen Abbildungen bezüglich der Lage des Kernes keinerlei Beweiskraft beigemessen werden kann. Dies gilt auch noch für die neueste derartige Abbildung, welche Doflein (1901) von einer Monocystis aus den Samentaschen des Regenwurmes (M. tenax oder magna) publiziert hat. Diese Figur zeigt ganz wie die alte Abbildung Bütschli's (1881) die Sporozoiten in regelmäßiger meridionaler Anordnung und die Kerne in einer Reihe im Äquator der „Spore". Für eine dieser Monocystisarten hat aber bereits Bosanquet (1894) die endständige Lage des Kernes im Sporozoiten betont und abgebildet, und ich kann die Richtigkeit dieser Angabe des englischen Forschers durchaus bestätigen, wie ich andererseits auch in reifen Monocystissporen die einzelnen Sporozoiten niemals in der genannten regelmäßigen Weise, sondern vielmehr stets durchaus unregelmäßig gelagert gefunden habe, derart, daß die Sporozoiten sich zum Teil überkreuzen. Ist also die fragliche Abbildung Doflein's (1901) in dieser Beziehung schematisiert, so gilt zweifellos das gleiche auch für ähnliche ältere Abbildungen von Aimé Schneider (1885, 3; 1886, 2; 1887), Léger (1892) u. a.

Über die Struktur des Sporozoitenkernes, deren Erforschung durch die Kleinheit des Objektes außerordentlich erschwert wird, haben bisher nur Léger und Duboscq (1902, 3) Angaben gemacht. Der Kern ist leicht oval und mit seiner Längsrichtung entsprechend der Längsrichtung des ganzen Sporozoiten orientiert, während seine

kürzere Achse dem Durchmesser des Sporozoiten fast gleichkommt. Die Anordnung des Chromatins ist am genauesten bei Stylorhynchus longicollis beobachtet (vgl. Fig. 3). Dasselbe liegt hier nach Léger und Duboscq an der Oberfläche des Kernes in Gestalt einer Chromatinmembran, welche an zwei einander in der Regel gegenüberliegenden Stellen verdickt ist. Das von dieser Chromatinmembran umschlossene Innere des Kernes soll von einem farblosen Kernsafte erfüllt sein, der nur noch ein einziges kleines Chromatinkorn enthält. Wenn

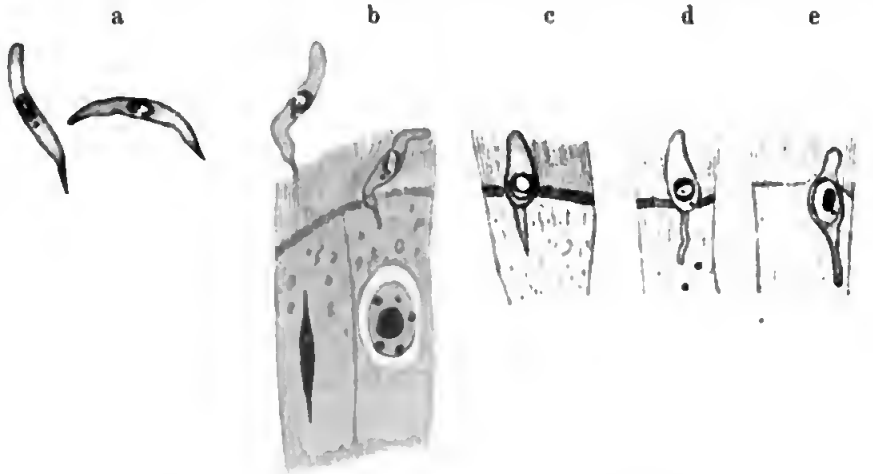


Fig. 3. Sporozoiten von Stylorhynchus longicollis und deren erste Umwandlung nach ihrer Fixierung am Darmepithel von Blaps mortisaga. Nach Léger und Duboscq (1902. 3). Vergr. 1300:1.

a) Freie Sporozoiten. — b) Eindringen derselben in Darmepithelzellen. — c) d) In Darmepithelzellen fixierte junge Stylorhynchen, d noch mit, c bereits ohne „Centrosom". — e) Ungewöhnlich tief in die Darmepithelzelle eingedrungener junger Stylorhynchus, dessen Kern anscheinend pathologisch verändert ist.

der Sporozoit sich zur jungen Gregarine zu entwickeln beginnt, beginnt auch dieses zentrale Chromatinkorn sich zu vergrößern, um sich hierbei als das Karyosom zu erweisen, „während die Membran bei ihrer Differenzierung ihren Chromatincharakter verliert".

Diese Struktur des Kernes sehen Léger und Duboscq als typisch für die Sporozoiten der Gregarinen an, wenngleich sie dieselbe bei anderen Arten nicht mit derselben Sicherheit nachweisen konnten. Nur bei Pyxinia war die oberflächliche Anordnung des Chromatins noch deutlich, indem der Kern aus zwei durch einen ungefärbten Zwischenraum getrennten Halbmonden zu bestehen schien. Das central gelegene kleine Karyosom wurde hier jedoch erst sichtbar, wenn die Kernstruktur nach der Fixierung des Sporozoiten sich zu verändern begann und die oberflächlichen Chromatin-Anhäufungen

weniger massig erschienen. Bei den Sporozoiten von Diplocystis major erschien das Chromatin dagegen völlig kompakt und ließ nur in der Mitte eine Einschnürung erkennen (vgl. Fig. 2a), ähnlich wie dies bereits früher Porter (1897, 1) bei den Sporozoiten von Monocystis clymenellae gezeichnet hatte, Léger und Dubosq wollen jedoch auch dieses optische Verhalten in Berücksichtigung der Kleinheit des Objektes auf eine ähnliche Struktur wie bei Stylorhynchus und Pyxinia zurückführen. Bei Pterocephalus nobilis war selbst die Einschnürung nicht immer nachweisbar, so daß der Kern kompakt, längsoval erschien (vgl. Fig. 1b); indessen trat bei diesem, sobald sich der Sporozoit am Darmepithel des Wirtes fixiert hatte, die oberflächliche, kappenförmige Anordnung des Chromatins an den beiden Polen des Kernes deutlich hervor, während im Innern des Kernes sich ein heller Raum bildete.

Bei Stylorhynchus longicollis fanden Léger und Dubosq fast stets noch ein kleines Korn, welches meist vor, seltener hinter dem Kern lag und sich ebenso färbte wie das Chromatin (vgl. Fig. 3a u. b). Sie bezeichnen dasselbe als Centrosom, ohne freilich hierfür eine besondere Motivierung zu liefern. Dasselbe ist anfangs auch noch nachweisbar, nachdem der Sporozoit bereits in eine Darmepithelzelle eingedrungen ist (vgl. Fig. 3d), um dann aber sehr bald zu verschwinden (vgl. Fig. 3c). Auch bei Gregarina acridiorum, Gregariua munieri und Pterocephalus nobilis wurde, wenngleich weniger regelmäßig, ein ähnliches „Centrosom" beobachtet.

Die Bewegungen der Sporozoiten der Gregarinen sind anscheinend durchaus analog den von Schaudinn (1900 u. 1902) so ausführlich geschilderten Bewegungen der Sporozoiten von Coccidien (Eimeria schubergi) und Malariaparasiten (Plasmodium vivax). Peristaltische Kontraktionen scheinen allerdings bisher bei den Sporozoiten der Gregarinen noch nicht beobachtet zu sein. Wohl aber findet sich eine gleitende Vorwärtsbewegung ohne Gestaltsveränderung, welche scheinbar wie bei den erwachseneu Gregarinen und bei den Sporozoiten von Coccidien und Malariaparasiten durch eine Gallertausscheidung bedingt ist (vgl. hierzu unten die Besprechung der erwachsenen Gregarinen) und außerdem sind die Sporozoiten der Gregarinen, wie bereits seit Aimé Schneider (1882, 2) bekannt ist, auch befähigt, sich abwechselnd zu krümmen und wieder gerade zu strecken. Ganz wie bei Coccidien und Malariaparasiten können diese seitlichen Krümmungen den ganzen Körper des Sporozoiten betreffen, während doch, wie bereits oben erwähnt wurde, das Vorderende der Sporozoiten ganz besonders dazu befähigt ist. Und wenn Schaudinn

(1902) betont, daß bei den Sporozoiten von Plasmodium vivax die Krümmungen meist nach derselben Seite erfolgen, so läßt eine Angabe von Aimé Schneider (1882, 2) vielleicht darauf schließen, daß auch für die Gregarinen oder wenigstens für Stylorhynchus longicollis ähnliches gilt. Denn Schneider betont, daß die Krümmungen der Sporozoiten dieser Art stets gegen den Objektträger gekehrt schienen. Wenn freilich Schneider, der die gleitende Vorwärtsbewegung ohne Gestaltveränderung noch nicht gesehen hatte, hieraus schließt, daß die Sporozoiten sofort nach ihrem Ausschlüpfen in die Darmepithelzellen eindringen, so gilt dies zum mindesten nicht allgemein.

Können doch sogar, wie bei Besprechung der Wachstumsperiode näher anzuführen sein wird, die Sporozoiten von Pyxinia sich, ohne in Epithelzellen einzudringen, frei im Darme zu jungen Cephalonten entwickeln. Indessen ist, wie die Lebhaftigkeit der Bewegungen, so anscheinend auch die Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse bei verschiedenen Arten verschieden. Speziell bei Pterocephalus nobilis, dessen Sporozoiten sich durch eine relativ geringe Lebhaftigkeit auszeichnen, konnten Léger und Duboscq (1902, 3) feststellen, daß die Sporozoiten in feuchter Kammer 16 Stunden nach ihrem Ausschlüpfen noch lebten und sich vielleicht sogar lebhafter bewegten, als unmittelbar nach ihrem Ausschlüpfen. Eine weitere ähnliche Angabe liegt nur noch für Diplocystis major vor, dessen Sporozoiten noch keinerlei Veränderungen erkennen ließen, nachdem sie bereits etwas über eine Stunde lang im Magensafte der Grille beobachtet wurden.

Auch ist durch das Ausschlüpfen der Sporozoiten noch keineswegs die Infektion des betreffenden Wirtes gesichert. Speziell bei künstlichen Infektionsversuchen, welche Léger und Duboscq (1902, 3) durch Verfütterung der Cysten von Stylorhynchus longicollis an Blaps mortisaga anstellten, wurden nicht selten in den Kotballen der Versuchstiere die leeren „Sporocysten" gefunden, ohne daß die Infektion gelungen war, und das gleiche gilt auch für ähnliche Versuche mit anderen Arten. Léger und Duboscq wollen die Schuld hieran auf eine gleichzeitig erfolgte Häutung des Darmes schieben, die die vorzeitige Entleerung der Sporozoiten aus dem Darme zur Folge gehabt habe.

II. Die Wachstumsperiode der Gregarinen.

Bei der Verfolgung des weiteren Schicksals der Sporozoiten bis zur Entwicklung der erwachsenen Gregarinen hat neben der fortschreitenden Differenzierung des Parasiten auch dessen Verhältnis zu den Geweben des Wirtes besonderes Interesse und Beachtung gefunden. Daß in dieser Beziehung zwischen den verschiedenen Formen Verschiedenheiten bestehen, geht schon allein aus der Tatsache hervor, daß ein Teil der Gregarinen den Darmkanal, ein anderer die Leibeshöhle seines Wirtes bevölkert. Daß diesem verschiedenen Wohnsitz auch entwicklungsgeschichtliche Verschiedenheiten entsprechen, hat meines Wissens zuerst Léger (1892) betont. Dieser glaubte damals noch, daß die Verschiedenheit des Wohnsitzes zusammenfiele mit der morphologisch-systematischen Unterscheidung zwischen Monocystideen und Polycystideen. Wohl waren damals bereits darmbewohnende Monocystideen beschrieben worden, doch glaubte Léger, daß es sich hierbei nur um Pseudo-Monocystideen gehandelt habe, d. h. um dicystide Polycystideen, welche nach Verlust ihres Epimerits im erwachsenen Zustande den Monocystideen täuschend ähnlich sehen. Bezüglich der Polycystideen nun schloß sich Léger der Schneider'schen Auffassung an, daß dieselben ein völlig intrazellulär gelegenes Wachstumsstadium durchmachen. Bei den echten Monocystideen sollte dagegen ein solches fehlen und sollten vielmehr die Sporozoiten ohne nennenswerten Aufenthalt die Darmwandung durchwandern, um die Leibeshöhle aufzusuchen. Daneben werden noch „Cölomformen" unterschieden, welche in denselben Zeugungskreis mit polycystiden Darmgregarinen gehören sollen, aber ihre Entwicklung im subepithelialen Bindegewebe des Darmes vollenden.

Diese Unterscheidung hat sich aber in der Zwischenzeit als nicht ausreichend erwiesen. Das Vorkommen monocystider Darmgregarinen ist sicher gestellt worden und wenigstens bei einer derselben, der Lankesteria ascidiae, ist auch mit Sicherheit festgestellt worden, daß die ganze Wachstumsperiode innerhalb einer Darmepithelzelle durchlaufen wird. Andererseits hat Léger selbst in Gemeinschaft mit Dubosq nachgewiesen, daß bei vielen, wenn auch nicht bei allen Polycystideen ein intrazelluläres Jugendstadium fehlt und der Sporozoit sich vielmehr nur mit seinem Vorderende in dem Darmepithel fixiert. Unter Berücksichtigung einiger weiterer eigener Beobachtungen haben Caullery und Mesnil (1901) versucht,

die Gregarinen nach den Verschiedenheiten ihrer Beziehungen zum Darmepithel der Wirte zu gruppieren. Sie unterscheiden hierbei fünf verschiedene Kategorien:

1. Gregarinen ohne intrazelluläres Wachstumsstadium: Cölomgregarinen, deren Sporozoiten das Darmepithel durchwandern, ohne sich in ihm aufzuhalten, und Darmgregarinen, deren Sporozoiten sich nur mit ihrem Vorderende, dem späteren Epimeriten, im Epithel fixieren.

2. Gregarinen, bei welchen am Beginn der Wachstumsperiode ein verhältnismäßig großer Teil der Gregarine einschließlich des Kernes in die Darmepithelzelle eingedrungen ist, ohne daß doch jemals die ganze Gregarine ins Innere der Wirtszelle hineingelangt.

3. Gregarinen, welche völlig in die Epithelzellen des Wirtes eindringen, bei ihrem Wachstum aber allmählich über die Wirtszelle hinaus und ins Darmlumen hinein wachsen, um schließlich nur noch mit ihrem Epimeriten im Epithel haften zu bleiben, bevor sie sich gänzlich von demselben loslösen.

4. Gregarinen, welche eine länger dauernde intrazelluläre Wachstumsperiode durchmachen, um nach Abschluß derselben ihre Wirtszelle vollkommen und ohne Übergang zu verlassen.

5. Gregarinen, welche im Anschluß an ihre intrazelluläre Wachstumsperiode eine ungeschlechtliche Vermehrung durch Schizogonie durchmachen, derart, daß erst die hierbei entstehenden Merozoiten aus der Wirtszelle der mütterlichen Gregarine ins Darmlumen auswandern.

Trotz des unleugbaren Fortschrittes, der in dieser Gruppierung der Gregarinen lag, dürfte dieselbe dem heutigen Stande der Kenntnisse auch nicht mehr entsprechen und dies nicht nur deswegen, weil es durch die Untersuchungen von Léger und Dubosq zweifelhaft geworden ist, ob die von Caullery und Mesnil noch an dritter Stelle angeführte Entwicklungsweise überhaupt vorkommt. An die Stelle der von Caullery und Mesnil vorgeschlagenen Gruppierung der Gregarinen glaube ich daher die nachstehende setzen zu sollen:

A. Monocystideen.

1. Monocystide Darmgregarinen mit intrazellulärem Wachstum (entsprechend Gruppe 4 und 5 bei Caullery und Mesnil, wenigstens zum Teil).
2. Monocystide Cölomgregarinen, deren Sporozoiten das Darmepithel ohne Aufenthalt durchwandern, um erst im subepithelialen Bindegewebe bzw. in der Leibeshöhle oder

bei den Gregarinen der Oligochäten auch in den Samentaschen ihrer Wirte heranzuwachsen. (Gruppe 1 bei Caullery und Mesnil zum Teil.)

B. Polycystideen.

1. Polycystide Darmgregarinen ohne intrazelluläre Stadien. Der Sporozoit dringt nur mit seinem Vorderende in eine Darmepithelzelle ein.
   a) Der aus dem intrazellulären Vorderende der Gregarine hervorgehende Epimerit vermittelt die Fixierung des Cephalonten, dessen Kern dauernd außerhalb der Wirtszelle bleibt. — Pyxinia. (Gruppe 1 bei Caullery und Mesnil z. T.)
   b) Der wie bei a sich entwickelnde Epimerit wird früh rückgebildet und zur Fixierung des Cephalonten im Darmepithel des Wirtes dient eine Reihe von Fortsätzen, welche sekundär aus dem Protomerit hervorsprossen. — Pterocephalus.
   c) Das intrazelluläre Vorderende der jungen Gregarine enthält zeitweise auch den Kern, läßt aber schließlich doch nur den Epimerit des Cephalonten aus sich hervorgehen. — Stylorhynchus. (Ob auch Gregarina?) (Dürfte Gruppe 2 bei Caullery und Mesnil entsprechen.)
2. Polycystide Darmgregarinen, bei denen das Wachstum wie bei den monocystiden Darmgregarinen im Inneren von Darmepithelzellen erfolgt. — Stenophora.
3. Gregarinen der Arthropoden, die ihre Entwicklung in der Bindegewebshülle des Darmes vollenden, nach Léger's Annahme jedoch mit polycystiden Darmgregarinen derselben Wirte zusammengehören: Die Cölomgregarinen der holometabolen Insekten und die bei Crustaceen schmarotzenden Angehörigen der Gattung Aggregata.

A. Die Wachstumsperiode der monocystiden Gregarinen.

Unter den Monocystideen, die dadurch gekennzeichnet sind, daß ihr Körper noch nicht wie bei den Polycystideen in mehrere (2—3) hintereinander gelegene und verschiedenwertige Abschnitte zerfallen

SMITHSONIAN
BIOLOGICAL LIBRARY

ist, und bei denen in Zusammenhang hiermit auch die Entwicklung während der Wachstumsperiode andere, einfachere Verhältnisse aufweist wie bei den Polycystideen, erheischen auf Grund unserer derzeitigen Kenntnisse die Darmbewohner und die Cölombewohner eine gesonderte Besprechung. Wenn es sich bei dieser Unterscheidung auch sicherlich nicht um schroffe und unvermittelt dastehende Gegensätze handelt, so sind doch Formen, welche zwischen den beiden bisher allein genau untersuchten Extremen vermitteln könnten, bisher nur ungenügend bekannt.

1. Monocystide Darmgregarinen.

a. Lankesteria ascidiae.

Nur von einer einzigen monocystiden Darmgregarine ist die Entwicklung bisher genau und vollständig verfolgt worden. Ich stelle deshalb deren Schilderung voran, um später mit derselben unsere Kenntnisse über andere Arten vergleichen zu können. Während die auf Aimé Schneider zurückgehende Schulmeinung von dem intrazellulären Sitz der jugendlichen Polycystideen nur auf einer, inzwischen als irrtümlich erwiesenen Kombination beruhte, ist die im Darm von Ciona intestinalis (L.) schmarotzende Lankesteria ascidiae (R. Lank.) die erste Gregarine, bei welcher ein völlig intrazellulär erfolgendes Wachstum wirklich verfolgt worden ist. Dasselbe findet sich aber nicht nur während des Anfangsstadiums der Entwicklung, wie dies der eben erwähnten Schulmeinung entsprechen würde. Vielmehr bleibt die Gregarine bis zur Vollendung ihres Wachstums dauernd im Inneren ihrer Wirtszelle liegen, verhält sich also in dieser Beziehung vollkommen wie die Coccidien. Im einzelnen gestalten sich diese Verhältnisse nach Siedlecki (1901, 2) wie folgt:

Der Sporozoit dringt in der Darmepithelzelle seines Wirtes bis in die Nähe des Kernes vor, ganz wie dies auch bei den Coccidien die Regel zu sein scheint. Dort kommt er zur Ruhe und rundet sich soweit ab, daß er ovale Form annimmt (Fig. 4, I). Die Längsrichtung der jungen Gregarine entspricht hierbei schon aus räumlichen Gründen der Längsrichtung der Wirtszelle. Ihr durch eine bereits sehr frühzeitig hervortretende, abweichende Protoplasmastruktur ausgezeichnetes Vorderende ist in der Regel der Basalfläche des Epithels zugewandt. Wenn jedoch der Sporozoit an dem Kern der Wirtszelle vorbeigeschlüpft ist, die junge Gregarine also zwischen Kern und Basalmembran liegt, kann das Vorderende derselben der

freien Epitheloberfläche zugekehrt sein (Fig. 4, III links). Dieses Vorderende ist vor dem übrigen Protoplasma durch das Fehlen der

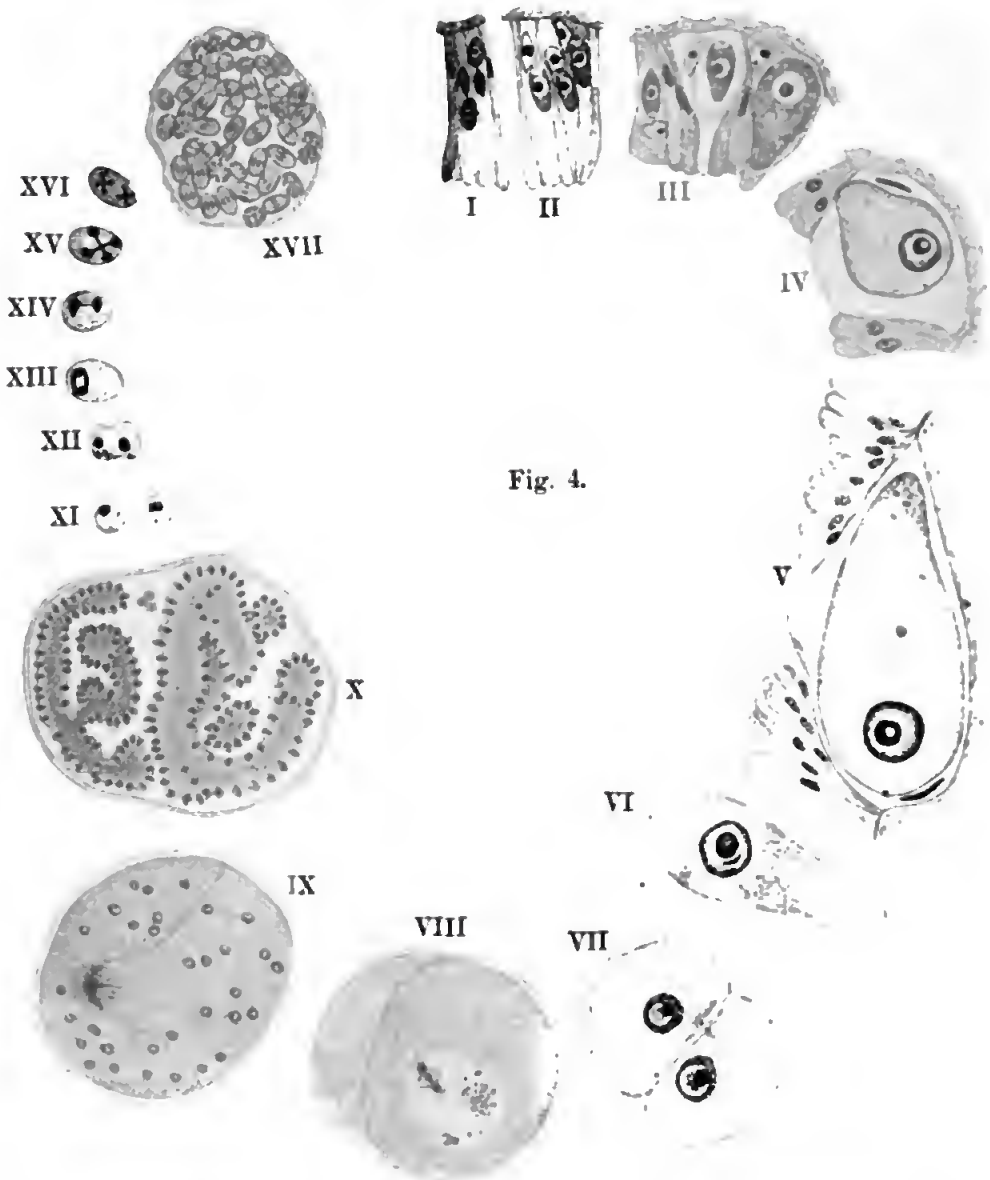


Fig. 4.

Fig. 4. Zeugungskreis von Lankesteria ascidiae. Kombiniert nach Abbildungen von Siedlecki (1900 u. 1901, 2).

I—V Intrazellnläre Wachstumsperiode der Gregarine. Vergr. von I—III 500:1, von IV u. V 375:1. — VI Freie Darmgregarine. — VII Beginn der Konjugation. — VIII—X Bildung der Gameten. — XI Zwei einzelne Gameten aus einer Cyste, stärker vergrößert. — XII—XIII Kopulation der Gameten. — XIV—XVI Kernvermehrung in der Kopula zur Bildung der Sporozoiten. — XVII Reife Cyste mit Sporozoiten.

für die Gregarinen charakteristischen Plasmaeinschlüsse und daher während des Lebens durch größere Durchsichtigkeit ausgezeichnet, färbt sich auch schwächer mit Hämatoxylin und Thionin, stärker dagegen mit Safranin und Eisenhämatoxylin. Auch ist hier das Plasma nicht gleichmäßig wabig strukturiert wie in dem übrigen Körper, vielmehr sind dessen Maschen in charakteristischer Weise in die Länge gezogen, derart, daß sie nach der Spitze des Vorderendes zu konvergieren. An dieser Spitze findet sich eine kleine, scharf begrenzte Öffnung in der Kutikula, durch welche ein kleines Pseudopod hervorgestreckt werden kann. Dieses besteht aus hyalinem, keinerlei feinere Struktur zu erkennen gebendem Protoplasma und kann anscheinend willkürlich vorgestreckt und zurückgezogen werden. Namentlich bei der Vorwärtsbewegung der frei im Darme lebenden, erwachsenen Gregarinen wird es vielfach weit hervorgestülpt, um wieder langsam zurückgezogen zu werden, sobald es in Berührung mit einem fremden Gegenstand geraten ist. Nie dagegen wird dieses Pseudopod zur Aufnahme fester Nahrung benutzt. Siedlecki hält es deshalb für eine Art von Tastpseudopod. Es dient aber der ins Darmlumen gefallenen erwachsenen Gregarine auch als Fixationsorgan, mit Hilfe dessen die Fixierung auf der Epitheloberfläche erfolgt (vgl. unten Fig. 5). Seine Hervorstülpung erfolgt nicht aktiv, sondern durch Kontraktion des vorderen Körperabschnittes der Gregarine.

Die jungen, in den Epithelzellen schmarotzenden Gregarinen rufen in diesen charakteristische Veränderungen hervor, die durchaus analog sind den pathologischen Veränderungen der von Coccidien befallenen Zellen. Wie die von Eimeria schubergi oder ähnlichen Arten befallenen Epithelzellen, so lassen auch die Wirtszellen von Lankesteria ascidiae eine starke Hypertrophie erkennen, an der sich auch der Kern beteiligt und zwar derart, daß die pathologischen Veränderungen des Kernes denen des Plasmas vorauseilen. Auf den in Fig. 4, II dargestellten Stadien sind zwar die infizierten Zellen bereits etwas vergrößert, ihr Plasma läßt jedoch noch keine merkliche Veränderung erkennen. Wohl aber erscheinen die stark vergrößerten Kerne durch Flüssigkeitsaufnahme gequollen. Von dem chromatischen Kernnetz sind nur noch mit Mühe schwach färbbare, trümmerhafte Reste nachweisbar, während der „Nukleolus“ [1]) im

[1]) Wenn ich Siedlecki richtig verstehe, handelt es sich hierbei freilich nicht um einen echten Nukleolus (Plasmosom Wilson's), sondern um ein aus Chromatin bestehendes Körperchen, also um ein Karyosom im Sinne Wilson's.

Verhältnis noch sehr viel stärker vergrößert ist als der ganze Kern, und sich auch durch eine Art von Knospung soll in mehrere Teilstücke teilen können.

Beim weiteren Wachstum der Gregarine macht sich dann auch eine Aufquellung der ganzen Zelle bemerkbar. Ihr Plasma wird durchsichtiger, färbt sich sehr viel schwächer als dasjenige benachbarter Zellen und neigt außerordentlich zu Schrumpfungen, derart, daß man am konservierten Objekt meist einen Spaltraum zwischen Plasma und Gregarine entstanden findet (Fig. 4. III). Bei weiterer Zunahme der Hypertrophie der Wirtszelle hat die Gregarine bald genügenden Spielraum, um sich derart zu drehen, daß sie nunmehr mit ihrer Längsrichtung annähernd parallel zur Basalfläche des Epithels liegt (Fig. 4, IV), und daß diese Lage auch stets eingenommen wird, beruht zweifellos ebensogut auf einfachen mechanischen Ursachen, wie die abweichende Orientierung der jungen Gregarinen in der Längsrichtung der Epithelzellen (vgl. namentlich Fig. 4, II).

Der Hypertrophie der Wirtszelle folgt aber schließlich, auch wieder ganz wie bei Coccidieninfektionen, die allmähliche Resorption und Schrumpfung derselben. Auch hierbei geht der Kern dem Plasma wieder voran (vgl. Fig. 4. IV). Das Endresultat dieser Degenerationsvorgänge ist, daß die herangewachsene Gregarine nur noch von einer äußerst dünnen Plasmaschicht umgeben ist, welche an einer Stelle noch die Reste des ursprünglichen Kernes erkennen läßt. Auf diesem Stadium aber liegt die Gregarine nicht mehr im Niveau des Darmepithels, sondern unterhalb desselben. Während der Degeneration der Wirtszelle ist nämlich auch bereits die Regeneration des Darmepithels erfolgt, indem die der infizierten Zelle benachbarten Epithelzellen sich lebhaft vermehrten und allmählich über die infizierte Zelle hinüberschoben, welche ihrerseits die Basalmembran des Epithels nach außen vorbuckelt (vgl. Fig. 4, V). Wenn die Degeneration der infizierten Zelle das erwähnte Endstadium erreicht hat, ist auch die Regeneration des Epithels vollendet und die Gregarine liegt, von intaktem Darmepithel vollkommen überdeckt, in einer vom Blute des Wirtes umspülten hernienartigen Vorwölbung der Basalmembran. Von dort aus kann sie nun zwar ausnahmsweise durch Ruptur der Basalmembran in den Blutstrom gelangen. In der Regel aber bahnt sie sich nach Vollendung ihres Wachtums durch das Darmepithel hindurch einen Weg ins Darmlumen. Dort angekommen, kann sie alsbald zu der weiter unten zu besprechenden Konjugation schreiten oder sich zuvor noch einmal am Darmepithel fixieren. Diese erneute Fixierung erfolgt in der Weise, daß das bereits erwähnte

Tastpseudopod der Gregarine gegen das Epithel gepreßt wird und so durch eine Art Saugwirkung die Fixierung vermittelt (vgl. Fig. 5). Hierbei entsteht durch den von dem Tastpseudopod ausgeübten Druck an der Berührungsstelle des Darmepithels mit dem Pseudopod eine kleine grubige Einsenkung der Epitheloberfläche. Diese Fixierung kann sowohl an den Grenzlinien zwischen mehreren Epithelzellen erfolgen, als auch an der freien Oberfläche einer einzelnen Epithelzelle. In letzterem Falle hat sie die Atrophie der angefallenen Zelle zur Folge, welche hierbei abweichend von der bereits erwähnten Zelldegeneration während des intrazellulären Wachstums der Gregarine direkt eintritt, ohne daß ihr eine Hypertrophie vorausgegangen wäre.

Fig. 5. Lankesteria ascidiae. Freie Darmgregarine, oberflächlich fixiert am Darmepithel des Wirtes. Nach Siedlecki (1901, 2). Vergr. 400 : 1.

b) Andere monocystide Darmgregarinen.

Obwohl bereits eine ganze Anzahl von monocystiden Darmgregarinen bekannt geworden ist, sind unsere tatsächlichen Kenntnisse von der überwiegenden Mehrzahl dieser Arten nur sehr geringe. Konnte doch noch 1892 Léger die Auffassung vertreten, daß es sich bei diesen Darmschmarotzern nicht um wirkliche Monocystideen handele, und hat doch auch noch 1899 Labbé die überwiegende Mehrzahl derselben unter die „Genres incertains des Acephalina" eingereiht, darunter auch die bereits vorstehend besprochene Lankesteria ascidiae, welche heute zu den am besten bekannten Gregarinen gehört. Von den anderen Arten, welche Labbé in seiner Bearbeitung der Sporozoen berücksichtigt hat, sind aber bisher nur die Selenidien der Anneliden [= Gen. Polyrabdina Mingazzini bei Labbé] dank der Untersuchungen von Caullery und Mesnil etwas besser bekannt geworden. Auch bei den in den letzten Jahren aufgefundenen neuen Arten von monocystiden Darmgregarinen ist die Entwicklungsgeschichte meist noch ganz unbekannt. Immerhin ist doch wenigstens der Sitz innerhalb der Darmzellen bereits für eine Reihe von Arten festgestellt, derart, daß es den Anschein gewinnt, intrazellulär erfolgendes Wachstum sei bei den monocystiden Darmgregarinen die Regel. Eine diesbezügliche Angabe fehlt freilich bisher nicht nur für diejenige Monocystidee, die allem Anschein

nach mit Lankesteria ascidiae am nächsten verwandt ist, die von Giard (1873) im Darmkanal von Amaroecium punctum Giard entdeckte und bereits von Mingazzini (1891, 5) seiner Gattung Lankesteria eingereihte Lankesteria amaroecii (Giard), sondern auch, soweit ich wenigstens die Literatur kenne, für alle anderen, bei Ascidien gefundenen Gregarinen [Cytomorpha diazonae Ming. aus dem Darm von Diazona violacea Sav., zitiert nach Labbé (1899), der die Gattung Cytomorpha Mingazzini (1893) zu Lankesteria zieht; Pleurozyga distapliae Ming. aus dem Darm von Distaplia magnilarva Della Valle, die nach der von Labbé (1899) nicht zitierten, mir jedoch allein bekannten vorläufigen Mitteilung Mingazzini's (1891, 5) gleichfalls eine gewisse Ähnlichkeit mit Lankesteria zu besitzen scheint; Pleurozyga bütschlii Ming. (1891), deren Beschreibung, wenigstens in der eben erwähnten vorläufigen Mitteilung, noch weniger ins Detail geht, deren von Labbé (1899) angenommene Identität mit Gregarina phallusiae Köll. (1848) aber kaum zu beweisen sein dürfte; endlich die kaum mehr als dem Namen nach bekannte, von Labbé (1899) aber gleichfalls der Gattung Pleurozyga eingereihte Gregarina clavellinae Köll. (1848).]

Einen ähnlichen Sitz innerhalb der Darmepithelzellen wie bei Laukesteria ascidiae hat dagegen Pollard (1893) für eine im Amphioxus schmarotzende Gregarine nachgewiesen, die bereits von Labbé (1899) zur Gattung Lankesteria gestellt ist und die ich, da diese Einreihung in der Tat dem derzeitigen Stande unserer Kenntnisse entspricht, Lankesteria amphioxi nennen will, um die zum Zwecke des Wiedererkennens ausreichend gekennzeichnete Art nicht länger ohne Speziesnamen zu lassen.

Intrazelluläre Stadien sind ferner noch beobachtet bei einer Reihe anderer, durchweg wenig bekannter Gregarinen aus Enteropneusten, einer Gephyree und Turbellarien.

Spengel (1893) hat im Darm von Ptychodera clavigera (Chiaje) und Balanoglossus kupfferi Will.-Suhm monocystide Gregarinen gefunden, die offenbar zwei verschiedenen Arten angehören. Schon allein aus den verschiedenen Kernverhältnissen scheint dies hervorzugehen, und jedenfalls sind die Gründe nicht recht ersichtlich, die Labbé (1899) bewogen haben, die Gregarinen aus beiden Wirten zu einer „Monocystis spec." zusammenzuziehen. Beide Arten schmarotzen wenigstens zum Teil innerhalb von Darmepithelzellen, und zwar wurden bei einer derselben junge, völlig intrazellulär gelegene Stadien und erwachsene, frei im Darme lebende Gregarinen

beobachtet, bei der anderen anscheinend nur intrazellulär gelegene Formen, die jedoch nur den größeren Teil ihres Körpers einschließlich des großen kugeligen Kernes im Innern der befallenen Darmepithelzellen bargen, einen kleineren Plasmaabschnitt dagegen noch frei ins Darmlumen hinausragen ließen. Die befallene Epithelzelle zeigt übrigens auch in diesem Falle in der Abbildung von Spengel (1893 Taf. 17 Fig. 34) die für derartige Zellinfektionen anscheinend allgemein charakteristische Hypertrophie.

Ferner hat Ray Lankester (1882) gelegentlich einer Arbeit über Drepanidium ranarum den Fund einer als Monocystis thalassemae Lank. bezeichneten Gregarine erwähnt, die im Innern der Darmepithelzellen von Thalassema spez. schmarotzt — daneben freilich auch noch in den Eizellen ihres Wirtes sich einmieten soll.

In den letzten Jahren endlich sind durch Graff (1899 u. 1903) und seine Schüler (Müller 1902, Krsmanović 1898, Busson 1903, Schmidt 1902) noch eine Reihe weiterer solcher intrazellulär schmarotzender Darmgregarinen bei verschiedenen Landplanarien gefunden worden. Bei Geoplana munda Fletch. Ham., Geoplana korotneffi Graff, Perocephalus sikorai Graff und Bipalium proserpina Humbert wurden diese Gregarinen ausschließlich im Innern von Darmepithelzellen beobachtet. Bei Bipalium ephippium Loman wurde ähnlich der erwähnten Beobachtung Lankester's eine in den Darmepithelien schmarotzende Gregarine außerdem auch noch im Hoden gefunden. Bei Geoplana ladislavii Graff und Geoplana micholitzi Graff endlich wurden neben intrazellulär im Darmepithel schmarotzenden Stadien auch noch größere, frei im Darmlumen lebende Individuen der betreffenden Gregarinen beobachtet. Bei Geoplana nasuta Loman sind die im Darme schmarotzenden Sporozoen (Gregarinen?) „bald vom Darmepithel umschlossen, bald liegen sie demselben auf". Bei einigen anderen Arten von Landplanarien, Choeradoplana longa Graff, Bipalium haberlandti Graff, Bipalium marginatum Loman und Bipalium virile Jos. Müll., wurden dagegen bisher die Gregarinen nur im Darmlumen gefunden. Frei im Darmlumen fand Graff (1903) Gregarinen auch bei dem parasitischen Rhabdocöl Genostoma tergestinum (Calandr.), und auch ein von Graff(1899) im Darmlumen von Artioposthia adelaidensis (Dendy) gefundenes, durch eigentümliche Plasmaeinschlüsse ausgezeichnetes Sporozoon könnte möglicherweise zu den Gregarinen

gehören.[1]) Völlig sichergestellt ist freilich die Zugehörigkeit zu den Gregarinen auch für die anderen vorstehend als solche angeführten Sporozoen aus Landplanarien nicht, vielmehr könnte es sich möglicherweise zum Teil auch um Coccidien handeln.

Von der ebenso eigenartigen wie zweifelhaften Callyntrochlamys phronimae Frnz., die nur einmal im Magendarm von Phronima sedentaria (Forsk.) gefunden wurde, bildet Frenzel (1885) ein jüngeres Individuum von halbkugeliger Gestalt ab, welches mit seiner flachen Basalfläche dem Epithel aufsitzt, sowie ein älteres Individuum, welches mit seiner Basis eine weite Lücke in dem Epithel des Magendarmes ausfüllt. Beide Abbildungen sind augenscheinlich stark schematisiert.

Bei den anderen bisher bekannt gewordenen monocystiden Darmgregarinen sind, wenigstens so weit mir die Literatur bekannt ist, die Lagebeziehungen zum Darmepithel nicht näher berücksichtigt worden. Auch über die Differenzierung der Gregarine während des Wachstums liegen nur noch für eine Art kurze Angaben vor, nämlich für das in Echiurus pallasi Gtér. schmarotzende Zygosoma gibbosum (Greeff), bei welchem von Greeff (1880) neben erwachsenen, in Vorbereitung zur Konjugation paarweise vereinigten Gregarinen mit stark vakuolisiertem Protoplasma auch noch jüngere, an Monocystis agilis erinnernde Formen mit der für die Gregarinen im allgemeinen charakteristischen dunkelkörnigen und undurchsichtigen Endoplasmastruktur gefunden wurden. Fügen wir dann noch hinzu, daß zahlreiche konische und höckerartige Fortsätze, welche die erwachsene Gregarine charakterisieren, bei den jüngsten Stadien noch fehlten, aber bereits vor Beginn der Vakuolisierung aufzutreten begannen, so ist freilich auch alles wesentliche, was über die Art bekannt ist, erschöpft und es ist mir daher nicht recht verständlich, warum Labbé (1899) die Gattung Zygosoma Labbé (= Conorhynchus Greeff) in das System einreihte, während er alle anderen Monocystideenformen, deren Sporogonie noch nicht beobachtet war, nur anhangsweise als „Genres incertains des Acephalina" aufzählte.

Daß die monocystiden Darmgregarinen im allgemeinen noch so wenig erforscht sind, hat seinen Hauptgrund darin, daß es sich fast ausnahmslos nur um gelegentliche Funde handelt, die dann meist

[1]) In seiner dankenswerten Zusammenstellung der bisher bei Turbellarien beobachteten Parasiten scheint Graff (1903) diese von ihm früher selbst gefundene Form übersehen zu haben.

auch nur gelegentlich in andere Themata behandelnden Arbeiten erwähnt werden. Um zu genaueren Untersuchungen anzuregen, lasse ich daher noch eine Zusammenstellung derjenigen mir bekannt gewordenen Funde von solchen Gregarinen folgen, welche in den vorstehenden Besprechungen noch nicht berücksichtigt sind.

Schultze (1851) erwähnt den gelegentlichen Fund zweier kleiner Gregarinen von birnförmiger Gestalt im Darm eines Mesostomum aus der Ostsee.

Die von Schultze (1851), Hallez (1879) und Dorner (1903) erwähnten Gregarinen aus Süßwassertricladen gehören allem Anschein nach gleichfalls zu den monocystiden Darmparasiten. Mingazzini (1893) hat dieselben Pleurozyga planariae getauft, während Labbé (1899) sie zur Gattung Lankesteria Ming. stellt.

Im Darm von Polycladen sind Gregarinen erst zweimal beobachtet worden. Keferstein (1869) fand bei Leptoplana tremellaris „fast in allen Exemplaren viele Arten von Gregarinen in den Magentaschen". Dieselben werden von Labbé (1899) zu Lankesteria planariae (Ming.) gezogen, ohne daß ersichtlich wäre, weshalb dies geschieht. Die Verschiedenheit der Wirte sowohl, wie auch die aus den Abbildungen ersichtliche langgestreckte Körperform des Parasiten der Leptoplana sprechen gegen die Berechtigung dieser Zusammenfassung. Auch die von Mingazzini (1893) in Discocelis tigrina (Blanch.) gefundene Ophioïdina discocelidis Ming. zeichnet sich durch eine ähnliche langgestreckte Körperform aus.

Auch bei Nemertinen kommen ähnliche Darmgregarinen vor. So hat Montgomery (1899) solche im Endabschnitt des Darmes von Lineus gesserensis beobachtet.

In Gephyreen ist außer den beiden bereits erwähnten Parasiten von Thalassema und Echiurus noch eine dritte Darmgregarine beobachtet worden, die in Bonellia viridis Rol. schmarotzt, von ihrem Entdecker Frenzel (1885) Gregarina bonelliae Frnz. benannt und von Labbé (1899) der Gattung Ophioidina Ming. eingereiht wurde. Ihr Körper ist noch in sehr viel stärkerem Maße langgestreckt, und da sie auch in ihren Bewegungen an Nematoden erinnert, so schließt sie sich hierdurch an die ähnlich gestalteten Darmgregarinen der Polychäten an, welche Caullery und Mesnil (1899) unter der Bezeichnung Selenidien zusammenfassen, bei denen aber wenigstens zum Teil ein hinfälliges Epimerit beobachtet wurde und die deshalb erst im Anschluß an die Polycystideen besprochen werden sollen.

Über das Vorkommen von monocystiden Darmgregarinen bei

Rotatorien liegt nur eine zweifelhafte alte Beobachtung vor (Monocystis leydigi F. Stein 1867 aus dem Magen von Hydatina senta [Müll.]).

Bei Sagitta spez. hat Leuckart (1861) monocystide Darmgregarinen beobachtet. Mingazzini (1893) hat dieselben wiedergefunden und Lecudina leuckarti Ming. genannt, während Labbé (1899) sie zu Lankesteria zieht.

Mehrere monocystide Darmgregarinen sind endlich noch bei Crustaceen beobachtet worden. Bei Amphipoden fand sich außer der bereits erwähnten Callyntrochlamys phronimae Frnz. noch die von Lachmann (1859) unter dem Namen „Gregarina oder Zygocystis puteana" beschriebene Art (Wirt: Niphargus subterraneus [Leach]). Wenn Labbé (1899) dieselbe dann definitiv als „Zygocystis puteana Lachm." der von Stein (1848) für eine Cölomgregarine von Lumbricus agricola Hoffmstr. geschaffenen Gattung Zygocystis einreiht, so ist hierbei augenscheinlich einzig und allein maßgebend gewesen, daß die Art bisher nur in paarweise vereinigten Individuen zur Beobachtung gelangte. Ebenso ist auch dafür, daß Labbé (1899) die einzige bisher aus einem Dekapoden bekannt gewordene monocystide Darmgregarine, die Gregarina portuni Frenzel (1885) aus Portunus arcuatus Leach, gleichfalls dieser Gattung Zygocystis eingereiht hat, kein anderes Motiv als das genannte nachweisbar. Bei Labbé (1899) findet sich dann freilich unter den Monocystideen und zwar unter der Bezeichnung Callyntrochlamys spec. noch eine zweite Darmgregarine aus einem Dekapoden (Typton spongicola O. Costa) angeführt. Ob es sich bei dieser ganz zweifelhaften Form aber wirklich um eine Monocystidee handelt und nicht vielmehr um eine Form, die der bei den Crustaceen wie überhaupt bei den Arthropoden sehr viel zahlreicher vertretenen Gruppe der Polycystideen zugezählt werden muß, ist noch keineswegs klar. Nach der kurzen Angabe von Gabriel (1880) die allein über diese Art vorliegt, soll dieselbe zwar in ihrem Jugendzustand „eine Monocystis im Sinne Stein's" darstellen, „in ihrer Reife aber nicht allein ein Septum, sondern oft sogar viele derselben besitzen". — Aus Copepoden sind dann noch wenigstens zwei monocystide Darmgregarinen bekannt geworden. Vejdovsky (1882) fand eine von ihm Monocystis lacryma genannte Art bei Canthocamptus minutus Cls., Rehberg (1882) schildert unter dem Namen Lagenella mobilis eine Darmgregarine von Cyclops macrurus O. Sars, und mehrfach (von Claus 1863, Haeckel 1864, Mingazzini 1893) wurde bei Sapphirinaarten eine

Gregarine beobachtet, die von Mingazzini (1893) den Namen Ophioidina haeckeli erhielt, über die ich mir aber nach den mir vorliegenden Angaben um so weniger ein Urteil zu bilden vermag, als Mingazzini (1891, 1) sie in einer vorläufigen Mitteilung noch den Polycystideen zuzählen will.

Den monocystiden Darmgregarinen schließen sich endlich auch noch die Schizogregarinen der Insekten an, Ophryocystis bütschlii Aimé Schn., Ophryocystis francisci Aimé Schn., Ophryocystis schneideri Lég. und Schizocystis gregarinoides Lég., die sich durch das Vorkommen einer ungeschlechtlichen Vermehrung vor den Eugregarinen auszeichnen und auf die deshalb zweckmäßigerweise erst bei Besprechung der Vermehrung der Gregarinen einzugehen sein wird.

2. Monocystide Cölomgregarinen.

Cölomgregarinen sind in größerer Anzahl namentlich bei Chätopoden gefunden. Auch bei Gephyreen kommt eine Art vor: Urospora sipunculi (Köll.), Parasit von Sipunculus nudus L. Die Gregarinen, welche Walter (1858) in der Leibeshöhle von Oxyuris ornata Duj. gefunden haben will, sind ebenso wie die von Hennegüy bei Echinorhynchus proteus Westr. gefundenen Gregarinen (vgl. Balbiani 1884) noch ganz zweifelhaft. Rehberg (1880) will die von ihm bei Cyclops macrurus O. Sars gefundene Lagenella mobilis, welche Labbé zur Gattung Monocystis zieht, außer im Darm auch noch in der Leibeshöhle gefunden haben, was aber doch wohl der Bestätigung bedarf. Denn wenn auch sonst wohl gelegentlich Darmgregarinen ausnahmsweise auch im Cölom gefunden worden sind, so ließ sich doch fast stets der Nachweis erbringen, daß es sich nur um verirrte Exemplare handelte (vgl. z. B. Bütschli 1882). Mehrere Arten sind dagegen noch bei Insekten und Echinodermen gefunden worden.

a) Cölomgregarinen der hemimetabolen Insekten.

Lückenlos bekannt ist der Entwicklungsgang bisher erst von einer einzigen Cölomgregarine, nämlich der in Gryllus domesticus L. schmarotzenden Diplocystis maior Cuénot, welche außer von Cuénot selbst (1894, 1895, 1897, 1901) neuerdings auch von Léger und Duboscq (1900 u. 1902, 3) untersucht worden ist. Der im Darmlumen ausgeschlüpfte Sporozoit dringt hiernach in das Darmepithel ein, durchwandert dasselbe aber sehr rasch, um erst in der Binde-

gewebshülle zur Ruhe zu gelangen. Die Veränderungen, die er während dieser Zeit erleidet, sind bereits früher besprochen worden (S. 93). In der Bindegewebshülle des Darmes machen dann die jungen Gregarinen die Anfangsstadien ihrer Wachstumsperiode durch. Die Art ihrer Lagerung während dieser Zeit zeigen die Fig. 6 u. 7. Auf einem noch relativ sehr jugendlichen Stadium brechen die Gregarinen dann in die Leibeshöhle durch (vgl. Fig. 6c), um in dieser flottierend ihr Wachstum zu vollenden und zur Fortpflanzung zu schreiten. Der Durchbruch, welcher dadurch zustande kommt, daß die heranwachsenden Gregarinen die Fasern der Bindegewebshülle des Darmes mechanisch auseinander drängen und infolgedessen in die umgebende Leibeshöhle fallen, beginnt am 15. Tage nach der

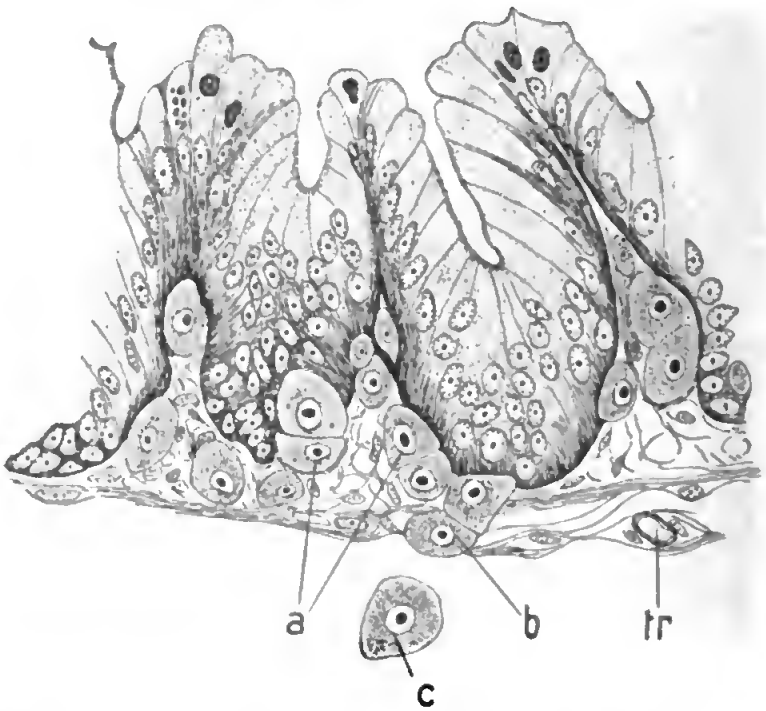


Fig. 6. Schnitt durch die Darmwandung von Gryllus domesticus L. mit Diplocystis major Crénot. Nach Crénot (1901). Vergr. 380:1. — a) In Vorbereitung zur Konjugation paarweise vereinigte Exemplare. — b) Ein ebensolches Paar, im Begriff in die Leibeshöhle durchzubrechen. — c) Eine einzelne Gregarine frei in der Leibeshöhle. — tr Angeschnittene Trachee.

Infektion, wenn die Gregarinen einen Durchmesser von 30 μ erreicht haben. In der Leibeshöhle wachsen sie dann im Laufe von 2 Monaten auf 300 μ heran. Die ovale, mitunter sogar anscheinend amöboide Form der jungen Gregarinen ist lediglich durch die Druckverhält-

nisse in der Darmwandung bedingt. Herauspräpariert und frei untersucht haben solche Gregarinen ebenso wie die in der Leibeshöhle lebenden stets kugelige Gestalt. Fig. 6 zeigt auch bei a, daß bereits sehr jugendliche Gregarinen sich als Einleitung zur Konjugation paarweise aneinanderlagern.

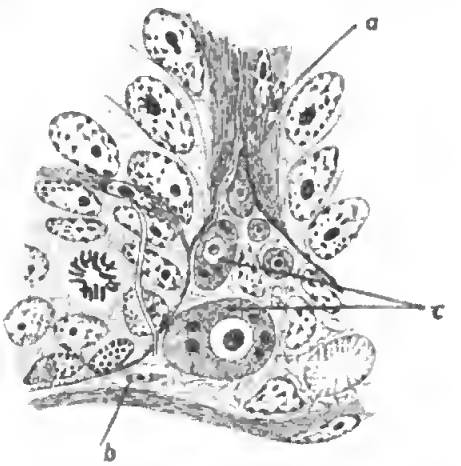


Fig. 7. Diplocystis major Crénot in der Darmwandung von Gryllus domesticus L. Nach Léger und Duboscq (1902, 3). Vergr. 800 : 1. — a) Das Epithel durchwandernder Sporozoit. — b) Junge Gregarine im subepithelialen Bindegewebe. — c) Heranwachsende Gregarinen mit Fetttröpfchen im Endoplasma. Rechts oben von diesen noch drei andere, jüngere Gregarinen.

Anfänglich hatte Crénot geglaubt, daß diese Diplocystis den Beginn ihrer Wachstumsperiode innerhalb des Darmepithels durchmache, ähnlich wie dies Aimé Schneider u. a. für die Polycystideen angegeben haben. Diese Annahme ist jedoch durch die weitere Forschung nicht bestätigt worden. Wohl können die Gregarinen im Darmepithel stecken bleiben und dort dann auch heranwachsen. Das ist aber keine normale, sondern eine pathologische Erscheinung, und derartige Gregarinen sind dem Untergange durch Degeneration verfallen. Auch in der Bindegewebshülle des Darmes können die Gregarinen stecken bleiben. Léger und Duboscq (1902, 3) haben dort 45 Tage nach der Infektion noch Gregarinen von 130 μ Durchmesser eingeschlossen gefunden. Aber auch diesen dürfte die Vollendung ihrer Entwicklung verschlossen bleiben.

Diplocystis minor Crénot, gleichfalls aus Gryllus domesticus, und Diplocystis schneideri Kunstl. aus Periplaneta americana (L.) dürften sich in ihrer Entwicklung an Diplocystis maior anschließen, da sie dieser überhaupt sehr ähnlich sind. Auch bei Syncystis mirabilis Aimé Schn. aus Nepa cinerea L. dürfte die Entwicklung im Prinzip ähnlich verlaufen, da bereits Aimé Schneider (1886, 2) sehr junge Gregarinen in der Leibeshöhle gefunden hat und deshalb annahm, daß die Sporozoiten die Fähigkeit haben müßten, die Mucosa zu durchdringen. Die von Witlaczil (1885) in der Leibeshöhle von Aphis arundinis gefundene Neozygites aphidis dürfte überhaupt keine Gregarine

sein. Sonst sind, soweit ich sehe, Cölomgregarinen nur noch bei holometabolen Insekten gefunden worden, und auf diese, die durchweg sehr wenig bekannt sind, komme ich weiter unten in anderem Zusammenhange zurück. Die Mehrzahl von ihnen scheint sich von den hier besprochenen echten Cölomgregarinen der hemimetabolen Insekten vor allem dadurch zu unterscheiden, daß sie nicht in die freie Leibeshöhle geraten, sondern in der Bindegewebshülle des Darmes ihre Entwicklung vollenden und dort auch zur Fortpflanzung schreiten. Nur Monocystis legeri aus Carabus auratus macht anscheinend den größten Teil ihrer Entwicklung frei in der Leibeshöhle durch.

b) Cölomgregarinen der Anneliden.

Wie bereits erwähnt, ist die Zahl der bei Anneliden schmarotzenden Cölomgregarinen besonders groß. Eine Art ist von einer Gephyree (Sipunculus) bekannt, eine ganze Reihe von Arten sind bei verschiedenen Polychäten gefunden, besonders häufig aber sind diese Gregarinen bei den Oligochäten, wo sie außer dem Cölom auch die Samentaschen bewohnen. Von den meisten dieser Gregarinenarten kennt man freilich nur die ausgebildeten Gregarinen und die reifen Cysten derselben. Die Wachstumsperiode ist nur bei den Monocystisarten der Regenwürmer verfolgt worden und selbst von diesen, die doch wohl die am häufigsten untersuchten Gregarinen sein dürften, noch nicht lückenlos bekannt. Bereits A. Schmidt (1854) hat konstatiert, daß die jungen Gregarinen im Innern der Spermatoblasten der Regenwürmer schmarotzen, dort, rings umgeben von den in Bildung begriffenen Spermatozoen, heranwachsen und erst verhältnismäßig spät die Hülle abstreifen, welche von den mittlerweile zu kurzen haarartigen Fädchen herangewachsenen Spermatozoen gebildet wird. Spätere Untersucher haben diese Angaben bestätigt, ohne prinzipiell Neues hinzuzufügen. Auch die neueste Arbeit von Drzewecki (1903) hat die Lücke, die am Anfang der Entwicklung noch klafft, nicht ausgefüllt. Derselbe nennt zwar das jüngste von ihm beobachtete Stadium ohne weiteres „Sporozoitstadium". Da er aber seine Schilderung mit dem Satze beginnt: „Die Sporozoiten, mit deutlichem Nukleolus versehen, dringen in ein Blastophor ein, runden sich hier ab, strecken sich wieder etwas aus und wachsen der Länge der Körperachse nach allmählich zu den großen Monocystis aus, die mit verkümmerten Spermatozoen bekleidet sind" — so läßt sich mit Bestimmtheit sagen, daß Drzewecki bei diesen Beobachtungen keine Sporozoiten mehr vor sich gehabt hat, denn

die Sporozoiten von Monocystis lassen in ihrem Kern noch keinen „deutlichen Nukleolus“ erkennen. Ein solcher bildet sich vielmehr offenbar erst am Beginn der Wachtumsperiode aus, wie dies ja auch bei anderen Gregarinen der Fall ist (vgl. meine obige Besprechung der Sporozoiten) und wie dies ja auch Schaudinn (1900, 1902) für Coccidien und Malariaparasiten nachgewiesen hat. Um das jüngste von Drzewecki beobachtete Stadium zu erreichen, hat also der Sporozoit bereits Umwandlungen erfahren, die noch niemand verfolgt hat, und ebenso ist auch der Weg, den der im Darmlumen ausgeschlüpfte Sporozoit einschlägt, um in die Samentaschen zu gelangen, noch völlig unbekannt. Mit Rücksicht auf die Tatsache, daß die in den Samentaschen schmarotzenden Gregarinen im Innern der Spermatoblasten heranwachsen, ist es auch noch nicht recht verständlich, daß der herrschenden Annahme zufolge bei Regenwürmern ebensowohl wie bei anderen Oligochäten dieselben Gregarinen, welche sich in den Samentaschen finden, auch in den Cölomsäcken vorkommen.

Wesentlich neu sind in der Arbeit von Drzewecki (1903) die Angaben über die Veränderungen am Kernapparat während der Wachstumsperiode der Regenwurm-Monocystideen, die sich kurz dahin zusammenfassen lassen, daß der Kern der jugendlichen Gregarinen eine völlige Auflösung erfährt und daß hierauf ein neuer Kern gebildet wird. Während eines bestimmten Entwicklungsstadiums besitzt hiernach die Gregarine keinen morphologisch nachweisbaren Kern, da der alte Kern bereits aufgelöst, der neue noch nicht gebildet ist. Diese Angabe dürfte doch wohl noch der Nachprüfung und Bestätigung bedürftig sein. Bezüglich der Details kann hier jedoch auf die Arbeit von Drzewecki selbst verwiesen werden, zumal dieselbe ja auch in dieser Zeitschrift erschienen ist.

Monocystis porrecta bietet insofern abweichende Verhältnisse dar, als sie sich mit ihrem Vorderende an der Wand der Samentasche des infizierten Regenwurms festheftet. Wann und wie diese Festheftung erfolgt, ist freilich wieder nicht näher bekannt, doch scheint dieselbe nach den leider nur gelegentlich gemachten Angaben von Drzewecki (1902) von ziemlich langer Dauer zu sein und nicht nur, wie die nachträgliche Fixierung von Lankesteria ascidiae an der Darmwandung ihres Wirtes, vorübergehender Natur zu sein. Da sie ferner nach Bütschli (1881) durch Eindringen des Vorderendes in eine (hypertrophierende?) Wimperzelle des Wirtes erfolgt, so scheint sie eine gewisse Analogie mit der Fixierung der polycystiden Gregarinen in den Darmepithelzellen ihrer Wirte aufzuweisen.

Bezüglich der Cölomgregarinen der Polychäten beschränke ich mich hier darauf, zu erwähnen, daß Porter (1897, 1) im Darmepithel von Clymenella torquata, in der Nähe von dessen Basalmembran und anscheinend intrazellulär, amöboide Zellen gefunden hat, welche anscheinend fremde Organismen darstellten, so daß Porter an die Möglichkeit denkt, es könnten Jugendformen der im Cölom schmarotzenden Monocystis clymenellae Port. sein.

c) Cölomgregarinen der Echinodermen.

Von den Cölomgregarinen der Echinodermen ist die in verschiedenen Seeigeln schmarotzende Lithocystis schneideri Giard dank der Untersuchungen von Léger (1897) am besten bekannt. Hiernach scheint die Einwanderung der jungen Gregarinen in das Cölom sehr rasch vor sich zu gehen. Direkt beobachtet ist die Durchwanderung des Darmes zwar nicht. Aber die jüngsten Gregarinen, die Léger in der Leibeshöhle der infizierten Seeigel fand, unterschieden sich nur durch ihre ein wenig beträchtlichere Größe von den Sporozoiten. (Auf die Details der Kernstruktur hat Léger freilich damals noch nicht geachtet.) Besonders charakteristisch für diese Art ist aber die Tatsache, daß sie in ihrem Endoplasma Kristalle von oxalsaurem Kalk abscheidet, allerdings erst gegen Ende ihrer Wachstumsperiode, wenn ihre Beweglichkeit nachläßt und sie sich zur Konjugation anzuschicken beginnt. Das erste Anzeichen für die bevorstehende Bildung dieser Kristalle ist das Auftreten zahlreicher Vakuolen, die in gleichmäßiger Verteilung im ganzen Bereich des Endoplasmas auftreten und bis zu 30—40 μ Durchmesser erreichen. In der diese Vakuolen erfüllenden Flüssigkeit gelangt alsdann je ein klinorhombischer Kristall zur Abscheidung.

Die Gregarinen der Holothurien, Urospora synaptae Cuén. und Cystobia holothuriae (Schn.), welche Léger (1897) gleichfalls zur Gattung Urospora zieht und von der Minchin (1893) noch eine zweite Art unter dem Namen Cystobia irregularis unterscheidet, stehen augenscheinlich der Lithocystis sehr nahe (von Léger [1897] zur Familie Urosporidae zusammengefaßt). Sie unterscheiden sich von der Gregarine der Seeigel aber nicht nur durch das Fehlen der Kristallbildung, das mit der verschiedenen chemischen Zusammensetzung der Leibeshöhlenflüssigkeit bei Seeigeln und Holothurien zusammenhängen dürfte. Vielmehr erfolgt bei den Gregarinen der Holothurien kein so rasches Durchwandern der Darmwandung wie bei Lithocystis. Urospora synaptae macht den Beginn ihrer Wachstumsperiode noch in der Darmwandung

durch, scheint sich in dieser Hinsicht also an Diplocystis major anzuschließen. Cystobia holothuriae dagegen bietet insofern eine Besonderheit dar, als sie den größten Teil ihrer Wachstumsperiode in der Wandung der Blutgefäße durchmacht. Wie sie dorthin gelangt, ist noch unbekannt. Cystobia irregularis Mixch. wurde von Mixchin (1893) sogar nur frei im Lumen der Blutgefäße gefunden, deren Wandung sie schließlich bruchsackartig vorzutreiben scheint. Bei den nur einmal gefundenen erwachsenen Gregarinen wurde dies zwar noch nicht direkt beobachtet, aber die Cysten der Gregarine fanden sich stets in gestielten Bläschen, die den Blutgefäßen anhingen.

d) Gregarinen im Parenchym von Turbellarien und Nemertinen.

Anschließend an diese Besprechung der Cölomgregarinen ist schließlich noch kurz darauf hinzuweisen, daß wiederholt auch Gregarinen im Parenchym von Turbellarien und Nemertinen beobachtet worden sind. Keine dieser Arten ist freilich genauer bekannt. Es handelt sich fast ausschließlich um gelegentliche Funde bei Convoluta spec., Mesostomum rostratum Müll., Proxenetes cochlear Graff, Geoplana steenstrupi Kbsm., Geoplana olivacea Fr. Müll., Platydesmus laterolineatus (Graff), Polycladus gayi Blanch. und Cestoplana rubrocincta (Gr.) (vgl. Graff [1903]), sowie bei Eupolia delineata (Chiaje), Valencinia spec. Aimé Schn., Lineus gesserensis (Müll.), Amphiporus cruciatus Bürg. und Ommatoplea spec. Ob es übrigens wirklich berechtigt ist, mit Labbé (1899) die bei verschiedenen Nemertinen gefundenen Gregarinen sämtlich zu der einen Art Urospora nemertis (Köll.) zusammenzufassen, kann fraglich erscheinen. Wenn aber Labbé zu dieser Art (auf Grund welcher Quelle, ist mir nicht bekannt) außerdem auch noch die Gregarine aus Convoluta spec. zieht, so kann ich dies nicht für berechtigt halten, muß mich vielmehr den bereits von Graff (1903) geäußerten Zweifeln durchaus anschließen, und ebenso scheint es mir der Bestätigung bedürftig, ob Urospora nemertis wirklich auch noch in dem Polychäten Audouinia filigera (Chiaje) vorkommt, wo Mingazzini (1891, 2) sie gefunden haben will. Daß die Gregarinen im Parenchym gefunden werden, finde ich nur bei Bürger (1893) für Amphiporus cruciatus ausdrücklich betont. Bei den Funden in anderen Nemertinenarten kann es sich dagegen zum Teil wohl auch um Darmgregarinen handeln, ähnlich den von Montgomery

(1899) bei Linens gesserensis gefundenen. Die „body cavity", in welcher Montgomery (1899) bei Carinella annulata Gregarinen gefunden haben will, scheint eine enge, von Mesenchymzellen ausgekleidete Schizocoelhöhle zu sein, wie sie auch bei einigen anderen Gregarinen, z. B. Cerebratulus, zur Ausbildung gelangt.

B. Die Wachstumsperiode der polycystiden Gregarinen.

Die ersten zuverlässigen Angaben über jugendliche Wachstumsphasen einer polycystiden Gregarine hat Bütschli (1881) gemacht. Wohl hatte bereits 11 Jahre früher Ed. van Beneden (1870) den Entwicklungsgang der Porospora gigantea aufzudecken versucht und hierbei speziell ein amöboides Jugendstadium geschildert. Indessen hat bereits Léger (1892) nachgewiesen, daß diese von van Beneden beobachteten amöboiden Organismen überhaupt nicht in den Entwicklungskreis der genannten Gregarine gehören. In der Tat sind auch bei keiner einzigen anderen polycystiden Gregarine derartige amöboide Wachstumsphasen beobachtet worden und es ist mir daher auch nicht recht verständlich, weshalb Ray Lankester (1902) noch neuerdings das aus den Sporozoiten hervorgehende Jugendstadium der Gregarinen als „Amoebula" bezeichnet.

Die Beziehungen der Gregarine zum Epithel des Wirtsdarmes hatte van Beneden nicht speziell berücksichtigt. Gerade über diese Frage hat dagegen Bütschli (1881) eine sehr wichtige Beobachtung gemacht, als er bei Inangriffnahme der Bearbeitung der Sporozoen für Bronn's Klassen und Ordnungen das Bedürfnis empfand, sich durch eigene Beobachtungen über die Gregarinen zu orientieren. Bütschli fand nämlich bei dieser Gelegenheit die jüngsten überhaupt beobachteten Stadien der Gregarina blattarum, welche nur 6—8 μ lang waren und noch keinerlei Sonderung in Proto- und Deutomerit erkennen ließen, nicht frei im Darmlumen, sondern in das Protoplasma einzelner Darmepithelzellen eingesenkt und zwar derart, daß etwa die Hälfte oder etwas über die Hälfte des Parasiten in das Innere der befallenen Epithelzelle eingebettet war, während das andere etwas verschmälerte Körperende des Parasiten aus der Zelle herausschaute. Der Kern der Gregarine war stets diesem extrazellulär gelegenen Körperabschnitt eingelagert. Im weiteren Verlaufe des Wachstums der jungen Gregarine trat dann eine Grenzlinie auf, welche den intrazellulär gelegenen „Kopfteil"

noch schärfer von dem den Kern enthaltenden extrazellulär gelegenen „Rumpfteil" schied. Ob aber diese Abgrenzung der Grenze zwischen Deutomerit und Protomerit oder derjenigen zwischen Protomerit und Epimerit des ausgebildeten Cephalonten entsprach, das konnte Bütschli noch nicht feststellen. Jedenfalls fand er die Gregarinen, welche bereits alle drei Körperteile ausgebildet zeigten, d. h. die Cephalonten, nur noch mit dem Epimerit in den Darmepithelzellen befestigt.

Sehr bald nach der Mitteilung Bütschli's erschien nun aber eine Arbeit von Aimé Schneider (1882, 2), in welcher dieser kurz erwähnt, daß er bei einer anderen polycystiden Gregarine, dem Stylorhynchus longicollis aus Blaps, völlig intrazellulär gelegene Jugendstadien gefunden zu haben glaubte. Schneider hatte nämlich versucht, durch Verfütterung reifer Gregarinencysten künstliche Infektionen zu erzielen und alsdann bei den meisten Versuchstieren in fast allen Epithelzellen eines bestimmten Teiles des Darmtraktus 1—2 Einschlußkörper in der Nähe des Kernes gefunden, welche freilich zweierlei Art waren. Zum Teil ließ sich nämlich in ihnen ein färbbarer Kern nachweisen, während in anderen ein solcher Kern nicht nachweisbar war. Die letzteren, kernlosen Einschlüsse will Schneider dem Zeugungskreise eines bei Blaps außerordentlich häufigen Mikrokokkus zuweisen. Die kernhaltigen Einschlüsse ist er dagegen geneigt als junge, völlig intrazellulär gelegene Gregarinen aufzufassen. Ist diese Auffassung vorerst auch noch in etwas hypothetischer Form ausgesprochen — Schneider meint, daß die fraglichen Zelleinschlüsse „peuvent être attribués au développement de la grégarine" und spricht von einem „corps que je regarde comme dérivant de la pénétration à l'intérieur de la cellule d'un sporozoit" — so hat sich dieselbe doch bei weiterem Studium mehr befestigt und in seiner späteren Arbeit über die Entwicklung des Stylorhynchus longicollis unterscheidet Schneider (1884, 1) auch bereits mehrere verschiedene intrazelluläre Stadien. Zunächst soll der noch einheitliche Plasmakörper der Gregarine einen kompakten Kern enthalten. Darauf soll der Kern bläschenförmig werden, mit relativ großem, von Flüssigkeit umspültem „Nukleolus". Weiterhin soll dann die Teilung des bisher einheitlichen Körpers in zwei Abschnitte, Protomerit und Deutomerit, erfolgen und hierauf erst soll beim weiteren Wachstum die Gregarine allmählich aus der Epithelzelle herauswachsen, um schließlich nur noch mit ihrem Epimerit in der Wirtszelle haften zu bleiben. Etwas später hat Schneider (1885, 2) auch noch bei einigen anderen Gregarinen (Pileocephalus chinensis,

Gamocystis francisci) das Vorhandensein eines intrazellulären Jugendstadiums („phase coccidienne") und das allmähliche Herauswachsen der Gregarine aus der Wirtszelle geschildert und dann auf Grund dieser Befunde eine derartige Entwicklung überhaupt als typisch für die Gregarinen bezeichnet (Schneider 1886, 3). In der Tat hat denn auch Schneider's Schüler Léger (1892), der gleich seinem Lehrer die Gregarinen zu seinem bevorzugten Arbeitsgebiete wählte, für eine ganze Reihe weiterer Arten (Schneideria coronata Gregarina longa, Gregarina longirostris, Phialis ornata Acanthospora pileata) die von Schneider entdeckte Entwicklungsweise gleichfalls angegeben und durch Abbildungen belegt. Da nach Léger die Scheidung von Proto- und Dentomerit erst auftritt, nachdem die Gregarine bereits zum Teil aus ihrer Wirtszelle herausgewachsen ist, und das diese Scheidung bedingende Septum auch gerade an der Grenze von intra- und extrazellulärem Körperteil auftritt, so war die Schneider'sche Auffassung von der Entwicklung der Gregarinen auch mit den oben angeführten Beobachtungen Bütschli's in Einklang gebracht, sobald man annahm, daß Bütschli die jüngsten, intrazellulären Stadien nicht gesehen habe. Infolgedessen sowie infolge der grundlegenden Bedeutung, welche die Arbeiten von Aimé Schneider sowie die angeführte monographische Gregarinenarbeit von Léger für die gesamte Kenntnis der Gregarinen hatten, kam denn auch die Schneider'sche Auffassung von der Entwicklung der Gregarinen zu allgemeiner Anerkennung und ist in alle Lehrbücher übergegangen. Allerdings hatte bereits Léger (1892) betont, daß sie nur für die Polycystideen, nicht dagegen für die Monocystideen Geltung habe (vgl. oben p. 98). Neuerdings hat aber Léger selbst in seinen gemeinsam mit Duboscq publizierten Arbeiten den Nachweis erbracht, daß diese bisherige Auffassung auf einem Irrtum beruht. Was für intrazelluläre Jugendstadien von Gregarinen gehalten worden war, sind physiologische Sekretions- und Degenerationserscheinungen in den Darmepithelzellen der Myriapoden und Insekten, der Wirte der betreffenden Gregarinen. Bei allen daraufhin untersuchten Antennaten fanden nämlich Léger und Duboscq in relativ großer Häufigkeit im Plasma der Darmepithelzellen regelmäßig gestaltete, rundliche bis ovale Einschlüsse im Plasma, welche sich von dem sie umgebenden Plasma scharf abhoben und um so leichter intrazelluläre, einzellige Parasiten vortäuschen konnten, als sie vielfach in ihrem Inneren Chromatinmassen enthielten. Dadurch, daß dieses Chromatin häufig noch von einem klaren Hofe umgeben ist, wird die Ähnlichkeit mit dem Kern einer Gregarine noch vermehrt (vgl. Fig. 9c)

und eine polycystide Gregarine kann dadurch vorgetäuscht werden, daß ein chromatinhaltiger und ein chromatinfreier derartiger Plasmaeinschluß dicht nebeneinander liegen und hierbei wenigstens der eine derselben durch den von dem anderen ausgeübten Druck abgeflacht oder gar konkav eingetrieben wird (vgl. Fig. 8 b u. 9 b). Wird

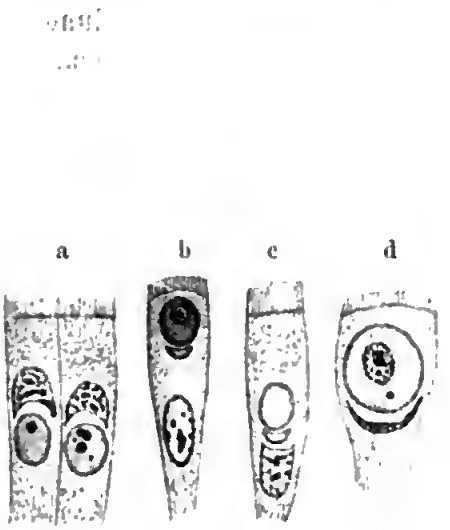


Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 8. Darmepithelzellen von Anthrenus verbasci, dem Wirt der Pyxinia möhuszi, mit im Plasma eingeschlossenen Schleimballen. Nach Léger und Duboscq (1902, 3). Vergr. 1000:1.

Fig. 9. Darmepithelzellen von Blaps mortisaga, dem Wirt von Stylorhynchus longicollis, in schleimiger Degeneration. In Fig. a ist eine ganze Epithelzelle schleimig degenerirt. In Fig. b u. c enthalten einzelne Darmepithelzellen Schleimballen, die Gregarinen vortäuschen könnten. Nach Léger und Duboscq (1902, 3). Vergr. 1000:1.

doch sogar der Kern der betreffenden Darmepithelzelle, in dessen nächster Nachbarschaft die fraglichen Plasmaeinschlüsse auftreten, durch den von denselben ausgeübten Druck nicht selten konkav eingetrieben (vgl. Fig. 8 a, c, d; 9 a, c). Daß gleichwohl diese Plasmaeinschlüsse, welche völlig hyalin oder äußerst fein granuliert erscheinen, nicht in den Entwicklungskreis der Gregarinen gehören und überhaupt keine parasitischen Organismen darstellen, sondern durch eine für das Epithel des Antennatendarmes charakteristische degenerative Veränderung des Plasmas der Epithelzellen entstanden sind, konnten Léger und Duboscq mit Sicherheit nachweisen, indem sie sowohl die Entwicklung der nur mit ihrem Vorderende in die Darmepithelzellen eindringenden Gregarinen wie die Ausbildung der Plasmaeinschlüsse

verfolgten. Wie aber die Schneider'sche Auffassung von dem intrazellulären Sitz der jungen Gregarinen ein leicht erklärlicher Irrtum war, so ist auch das allmähliche Wachstum dieser angeblichen intrazellulären Jugendformen über die Wirtszelle hinaus und in das Darmlumen hinein durch die allmähliche Ausstoßung der besprochenen Plasmaeinschlüsse aus dem Darmepithel vorgetäuscht worden. Wenn noch kürzlich Laveran und Mesnil (1900) die Entwicklung von Pyxinia frenzeli als nach dem Schneider'schen Schema verlaufend schilderten, so sind sie demselben Irrtum zum Opfer gefallen wie früher Aimé Schneider.

Hierdurch ist es im höchsten Maße zweifelhaft geworden, ob eine derartige Entwicklung, wie sie Aimé Schneider und im Anschluß an ihn alle bisherigen Lehrbücher als typisch für die Gregarinen angesehen haben, überhaupt vorkommt. Allerdings haben Caullery und Mesnil (1901) eine solche Entwicklung außer für Pyxinia frenzeli auch noch für eine im Darm eines marinen Anneliden schmarotzende Gregarine, eine noch unbenannte Selenidiumart aus Cirratulus cirratus, angegeben. Ich werde hierauf, zumal die Art auch sonst bemerkenswert ist, weiter unten zurückkommen, nachdem ich zuvor die besser bekannten Gregarinen der Arthropoden besprochen habe. Die allmähliche Differenzierung des Körpers der wachsenden Gregarine in die beiden als Proto- und Deutomerit bezeichneten Abschnitte ist am besten bei Pterocephalus verfolgt und wird daher auch bei diesem besprochen werden.

1. Polycystide Darmgregarinen der Arthropoden ohne intrazelluläre Stadien.

Während bei den monocystiden Darmgregarinen, wie wir oben gesehen haben, intrazelluläre Entwicklung die Regel zu sein scheint, haben Léger und Duboscq bei den polycystiden Darmgregarinen der Arthropoden ein Eindringen in das Innere von Darmepithelzellen nur bei Arten der Gattung Stenophora nachweisen können. Alle anderen von ihnen genauer untersuchten Arten stimmen sämtlich darin überein, daß nur das Vorderende des Sporozoiten sich in eine Darmepithelzelle einbohrt und auch während der ganzen weiteren Entwicklung stets ein Teil der Gregarine außerhalb der Wirtszelle bleibt. Stets auch differenziert sich das in die Wirtszelle eingedrungene Vorderende zu dem Epimerit des ausgebildeten Cephalonten. Die Entwicklung von Pyxinia kann hierfür als Typus gelten und wird

daher nachstehend an erster Stelle besprochen. Komplikationen der Entwicklung ergeben sich dadurch, daß neben dem Epimerit noch sekundäre Haftorgane gebildet werden (Pterocephalus) oder daß der Kern der Gregarine gewisse gesetzmäßige Wanderungen vollführt, die ihn zeitweise in das in die Wirtszelle eingedrungene Vorderende der Gregarine führen (Stylorhynchus).

a) Pyxinia.

Bei Pyxinia möbuszi Léger und Dubosq zeigt sich in besonders klarer Weise, daß aus dem Vorderende des Sporozoiten, welches in eine Epithelzelle eingedrungen ist, das Epimerit des ausgebildeten Cephalonten hervorgeht, daß dagegen der bei weitem größte Teil der Gregarine während der ganzen Dauer der Entwicklung frei in das Darmlumen hineinragt (vgl. Fig. 10).

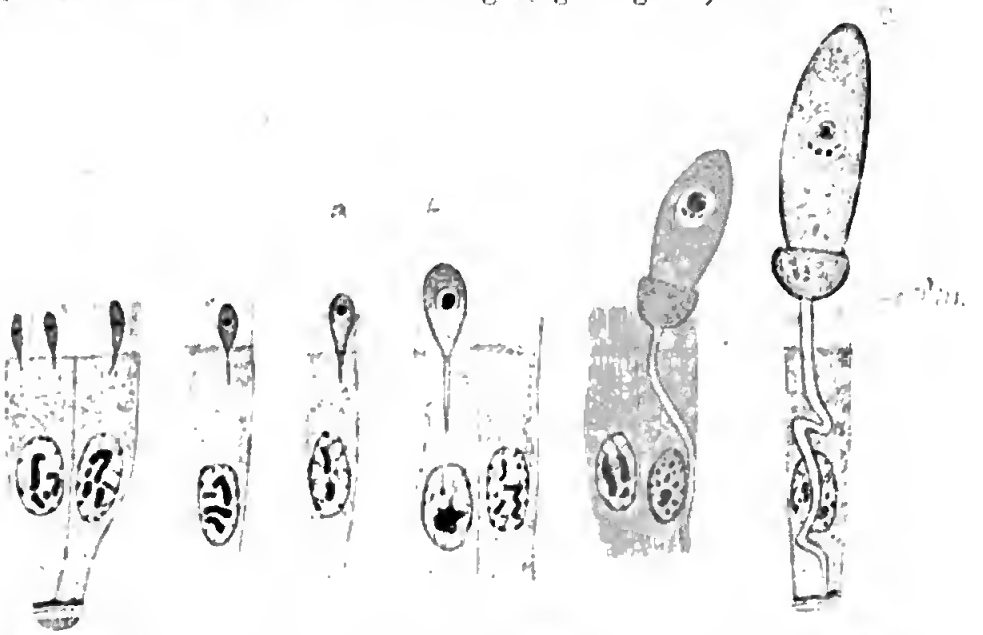


Fig. 10. Wachstum von Pyxinia möbuszi. Nach Léger u. Dubosq (1902, 3). Vergr. 1000 : 1.

Selten dringt mehr wie ein Viertel des Sporozoiten, sehr häufig dagegen nur das als „Rostrum" ausgebildete äußerste Vorderende in das Plasma der Wirtszelle ein. Der aus der Zelle herausragende Körper der jungen Gregarine wächst rascher wie das in die Zelle eingedrungene Vorderende, bedingt infolgedessen zunächst eine birnförmige Gestalt der ganzen Gregarine und läßt schließlich Protomerit und Deutomerit aus sich hervorgehen. Das in die Epithelzelle eingedrungene Vorderende wächst vor allem in die Länge und ent-

wickelt sich zu einem langen, nach seinem der Basalfläche des Epithels zugewandten Ende allmählich sich verjüngenden Rüssel, dem Epimeriten. Die Länge dieses Rüssels ist bei älteren Gregarinen größer wie die Höhe des Epithels, so daß der Rüssel entweder sich im Inneren der Epithelzelle mehr oder weniger stark schlängelt (vgl. Fig. 10, rechts) oder bei gestrecktem Verlauf dicht oberhalb der Basalfläche des Epithels umbiegt, um parallel zu derselben weiterzulaufen und hierbei auch noch in benachbarte Zellen einzudringen. Bei älteren Gregarinen liegt aber stets außer dem Protomerit und dem Deutomerit auch noch der Basalabschnitt des Rüssels in einer Länge, welche ungefähr dem Stäbchensaum der Epithelzelle entspricht, außerhalb des Plasmas der Wirtszelle (vgl. Fig. 9, rechts) und dieser Basalabschnitt zeigt auch eine Struktur, welche von derjenigen des übrigen Rüssels etwas abweicht. Er besitzt nämlich eine etwas stärkere, wie Léger und Duboscq annehmen, chitinöse Kutikula, die ihrerseits parallele Längsfalten zeigt.

Bemerkenswert ist nun aber, daß die Fixierung in einer Epithelzelle des Wirtsdarmes keine conditio sine qua non für die Weiterentwicklung der Sporozoiten von Pyxinia bildet. Diese scheint vielmehr bis zum Auftreten der Scheidung von Protomerit und Deutomerit auch frei im Darme erfolgen zu können. Alsdann bildet sich freilich nicht das lange Epimerit aus, welches die festsitzenden Formen besitzen. Anstatt seiner findet sich vielmehr nur ein kurzer, von dem Protomerit scharf abgesetzter, konischer und sehr lebhaft beweglicher Fortsatz, welcher dem Rostrum der Sporozoiten entspricht (vgl. Fig. 11).

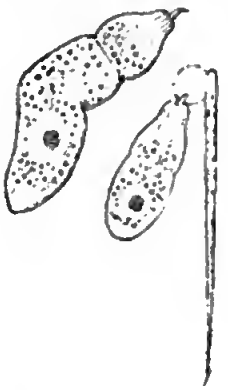


Fig. 11.
Pyxinia möbuszi, frei im Darm lebende junge Gregarinen, von denen die eine soeben ihr Epimerit abgestoßen hat. Aus Léger und Duboscq (1902, 3).

Auch dadurch weicht Pyxinia möbuszi von dem Schema der Entwicklung der polycystiden Gregarinen ab, daß sie ihr Epimerit bereits auf relativ jungen Entwicklungsstadien abstoßen kann, ohne dadurch die Fähigkeit, sich am Epithel zu fixieren, einzubüßen. Es bildet sich nämlich an Stelle des abgestoßenen Epimeriten und zwar gleich unmittelbar bei dem Abstoßen desselben ein ebensolcher kurzer beweglicher Fortsatz aus, wie er bei den eben erwähnten frei im Darmlumen des Wirtes lebenden Formen vorhanden ist, und dieser Fortsatz ermöglicht augenscheinlich der Gregarine die erneute Fixierung (vgl. Fig. 11). Diese Art von Regeneration, welche viel-

leicht eine Anpassung an die Häutungen des Wirtes darstellt, findet sich jedoch nur bei noch jugendlichen Gregarinen. Mit vorschreitendem Alter scheint dagegen das Regenerationsvermögen zu schwinden. Denn ältere Gregarinen besitzen nach dem Verluste ihres Epimerits nur noch einen kurzen unbeweglichen Fortsatz an ihrem Vorderende und vermögen sich nicht mehr am Epithel zu fixieren, sind demnach, entsprechend der Schneider'schen Bezeichnungsweise aus dem Stadium des Cephalonten in dasjenige des Sporonten übergetreten.

Die Entwicklung von Pyxinia frenzeli Laveran und Mesnil entspricht vollkommen derjenigen von Pyxinia möbuszi. Auch die Entwicklung von Arten der Gattung Gregarina sollte nach der ursprünglichen Schilderung von Léger und Duboscq (1902, 3) derjenigen von Pyxinia analog verlaufen. Doch haben dieselben (1903, 2) später diese Angabe etwas eingeschränkt und die Möglichkeit zugegeben, daß auch bei Gregarina wie bei Stylorhynchus die Entwicklung durch eine Wanderung des Kernes kompliziert sei (vgl. unten S. 134—135).

Von anderen Polycystideen ist ein so einfacher Ablauf der Entwicklungsvorgänge während der Wachstumsperiode, wie ihn Pyxinia zeigt, noch nicht bekannt geworden. Die bisher genauer untersuchten Arten zeigen vielmehr Abweichungen hinsichtlich ihrer Befestigung im Epithel des Wirtes (Pterocephalus) oder hinsichtlich des Verhaltens ihres Kernes (Stylorhynchus). Dagegen scheint nach Caullery und Mesnil (1899, 2) die Entwicklung einer Selenidiumart derjenigen von Pyxinia analog zu sein (vgl. unten die Besprechung der Darmgregarinen der Anneliden).

b) Pterocephalus.

Unter den durch ihre kompliziert gestalteten Haftapparate ausgezeichneten Dactylophoriden ist die Entwicklung vom Sporozoiten bis zur erwachsenen Gregarine bisher nur bei einer Art verfolgt, dem Pterocephalus nobilis Aimé Schneider. Sie schließt sich im Prinzip vollkommen an die vorstehend geschilderte Entwicklung von Pyxinia an. Ihr komplizierterer Verlauf ist nur durch die Ausbildung des vom Epimeriten unabhängigen Haftapparates bedingt, dessen Schilderung deshalb der Besprechung seiner Entwicklung vorausgeschickt sei.

Aimé Schneider (1887), welcher die genannte, im Darm von Scolopendra cingulata Newp. lebende Art entdeckt hat, hatte geglaubt, daß an der Vorderfläche des sehr stark verbreiterten Protomerits zwei Reihen von kurzen, konischen Zähnchen stünden.

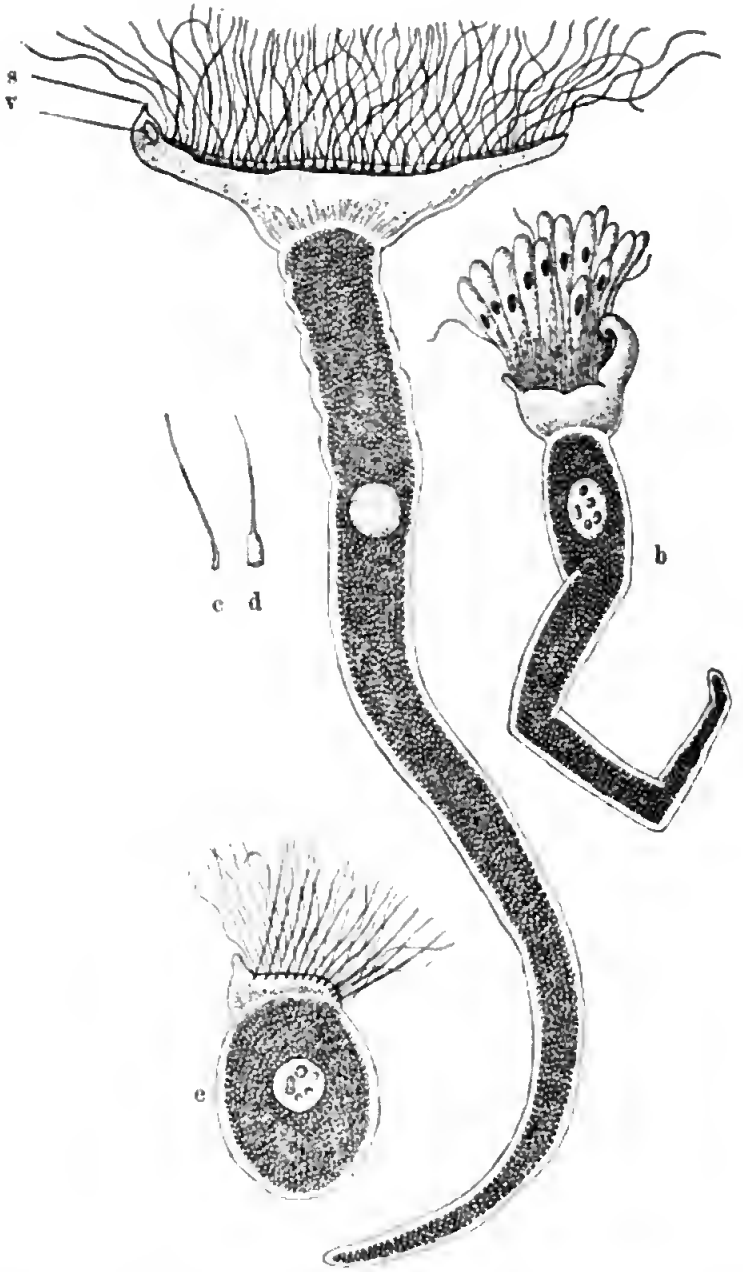


Fig. 12. a) Pterocephalus giardi Lég. (s = dem Epimerit anderer Polycystideen entsprechendes Rostrum; v = Chromatinkörnchen enthaltende Vakuole). — b) Ein anderes Exemplar derselben Gregarine, zwischen deren Filamenten noch die Epithelzellen des Scolopenderdarmes haften. — c) Ein einzelnes Filament von Pterocephalus giardi. — d) Ein ebensolches, dessen Basalabschnitt unter dem Einfluß von physiologischer Kochsalzlösung gequollen ist. — e) Echinomera horrida (Lég.).

Sämtliche Figuren nach Léger (1899, 1).

Gelegentlich der Beschreibung einer zweiten sehr ähnlichen Art der Gattung, des im Darme von Scolopendra oraniensis Lucas schmarotzenden Pterocephalus giardi Léger, hat Léger (1899, 1) jedoch nachgewiesen, daß die von Schneider allein gesehenen konischen Gebilde nur die Basis von langen Filamenten darstellen, mit Hilfe deren die Gregarine so innig in dem Epithel des Wirtes fixiert ist, daß beim Versuch sie loszulösen in der Regel entweder die Filamente abreißen und im Epithel zurückbleiben oder mit den unverletzt bleibenden Filamenten auch die ganzen Epithelzellen, an denen die Fixierung der Gregarine erfolgt ist, aus dem Wirtsdarme herausgerissen werden und an dem Protomerit der Gregarine haften bleiben (vgl. Fig. 12).

Der Protomerit, von welchem diese Filamente entspringen, ist sehr kurz und sehr stark verbreitert, so daß er mit seiner Längsrichtung senkrecht zur Längsrichtung des Deutomeriten gerichtet ist und mit seinen beiden seitlichen Enden jederseits verhältnismäßig weit über das Vorderende des Deutomeriten hervorragt. Von diesen freien Seitenteilen des Protomeriten endigt das eine in eine scharfe konische Zuspitzung, welche schnabelähnlich erscheint und gegen die dem Epithel des Wirtsdarms anfliegende Fläche des Protomeriten etwas gekrümmt, in senkrechter Richtung in das Epithel eingedrungen ist. Dieser von Schneider (1887) und Léger (1899, 1) „cornicule" genannte Schnabel entspricht, wie weiter unten bei Besprechung seiner Entwicklung sich zeigen wird, dem ursprünglichen Vorderende der Gregarine, der Spitze, mit welcher der Sporozoit in das Epithel eingedrungen ist. An dem entgegengesetzten freien Ende spaltet sich das Protomerit in zwei stumpf endende Fortsätze, welche nur schwach gekrümmt sind und in schräger Richtung in die oberflächlichste Schicht des Epithels eingesenkt erscheinen (vgl. Fig. 15 d). Auf der dem Deutomeriten abgewandten und dem Epithel des Wirtsdarmes aufliegenden Fläche des Protomeriten, der „Sohle", finden sich zwei längs verlaufende Wülste, als deren Fortsetzungen die eben genannten beiden stumpf endenden Fortsätze erscheinen. Von diesen beiden Längswulsten entspringen nun in mehreren Reihen die bereits erwähnten Filamente, welche ihrer ganzen Länge nach in das verhältnismäßig sehr hohe Epithel des Scolopenderdarms versenkt sind (vgl. Fig. 13).

Wie Siedlecki (1901) festgestellt hat, liegen diese Filamente nicht innerhalb der Epithelzellen, sondern, wenigstens der Regel nach, zwischen denselben. Siedlecki gibt sogar ausdrücklich an, daß diese Lage der Filamente zwischen den Epithelzellen stets

zu konstatieren wäre. Hiermit steht jedoch seine eigene Zeichnung nicht vollkommen im Einklang, da sie den Querschnitt durch eines der Filamente völlig innerhalb einer Epithelzelle gelegen zeigt (vgl. Fig. 14).

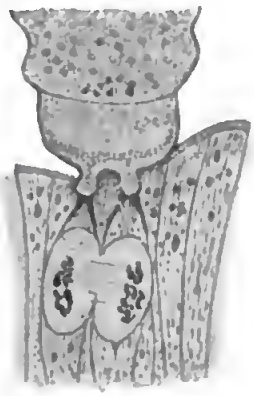


Fig. 13.

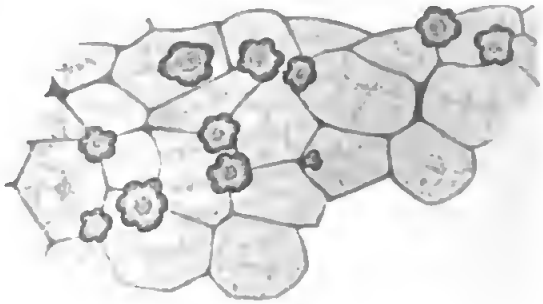


Fig. 14.

Fig. 13. Frontalschnitt durch das Vorderende eines erwachsenen Pterocephalus nobilis Aimé Schn. nach Léger und Dubosq (1902, 3). Vergr. 1400:1.

Fig. 14. Flächenschnitt durch das Darmepithel eines Scolopenders mit den Querschnitten durch die Basalabschnitte der Filamente eines Pterocephalus. Nach Siedlecki (1901, 2). Vergr. 1200:1.[1])

Léger (1899, 1) hatte anfänglich angegeben, daß die Filamente von Pterocephalus aus Chitin beständen. Siedlecki (1901, 2) hat jedoch demgegenüber betont, daß dieselben aus Protoplasma bestehen und diese Annahme wird neuerdings auch von Léger und Dubosq (1902, 3) als richtig anerkannt. Nur für die verdickte und in Kochsalzlösung stark aufquellende Basis der Filamente (vgl. Fig. 12c,d) halten Léger und Dubosq auch jetzt noch an der chitinösen Natur fest, ohne daß ersichtlich wäre, worauf sie diese Annahme stützen. Das Protoplasma der Filamente zeichnet sich durch eine verhältnismäßig große Dichtigkeit aus und ganz besonders gilt dies nach Siedlecki für die oberflächliche Protoplasmaschicht des verdickten Basalabschnittes, welche sich mit Farbstoffen stärker färbt als das von ihr umschlossene Innere. Übrigens ist dieser Basalabschnitt der Filamente, wie gleichfalls Siedlecki (1901, 2) nachgewiesen hat, nicht gleichmäßig rund-zylindrisch, vielmehr ist er durch den Besitz von Längsfurchen ausgezeichnet (vgl. Fig. 14).

Nachdem diese Schilderung des Haftapparates von Pterocephalus vorausgeschickt ist, wenden wir uns nunmehr zu der

[1]) Die auf den Angaben der betreffenden Autoren beruhenden Vergrößerungsziffern für diese beiden Abbildungen stehen freilich in einem auffälligen Mißverhältnis.

Entwicklung von Pterocephalus nobilis, welche Léger und Duboscq (1902, 3) an künstlich infizierten Scolopendern kontinnierlich verfolgt haben.

Auch bei Pterocephalus dringt wie bei Pyxinia nur das Vorderende des Sporozoiten in eine Darmepithelzelle ein. Die erste Veränderung nach diesem Eindringen besteht, abgesehen von der bereits bei Besprechung der Sporozoiten erwähnten Veränderung der Kernstruktnr in einer Verdickung des extrazellulären Hinterendes der jungen Gregarine, wie sie ein Vergleich von Fig. 15a mit Fig. 1b dentlich erkennen läßt. Dieses Dickenwachstum ist am erheblichsten im Niveau des Kernes. Ein Längenwachstum setzt dagegen erst später ein und gleichzeitig beginnt die junge Gregarine

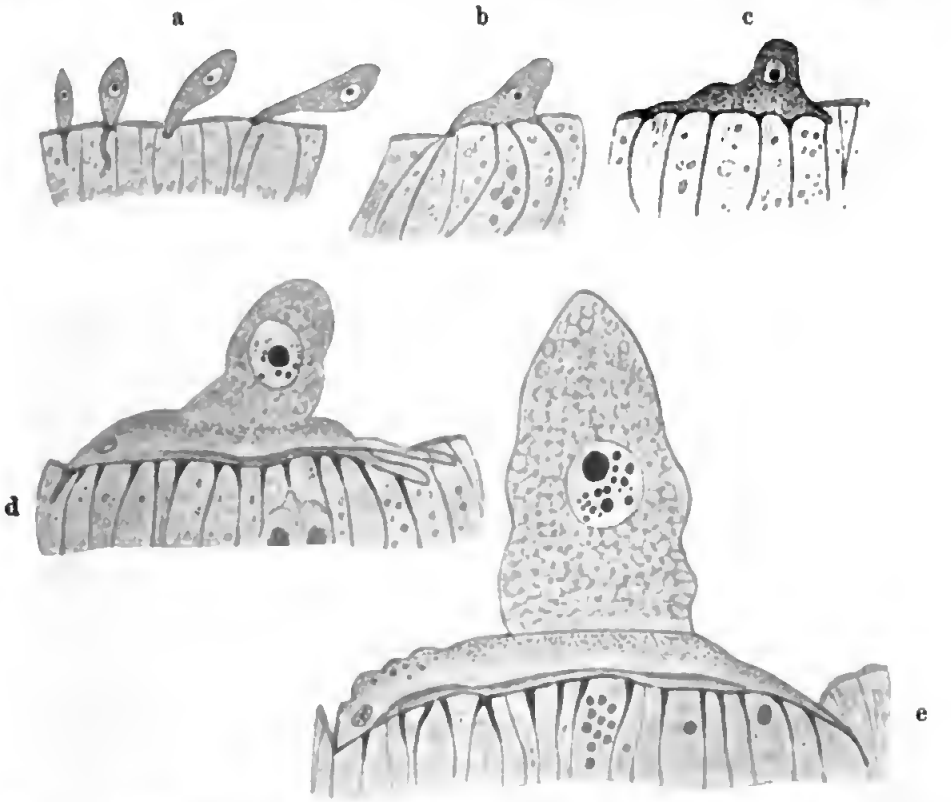


Fig. 15. Wachstum von Pterocephalus nobilis nach Léger u. Duboscq (1902, 3). Vergr. 1400 : 1.

sich dann auch gegen das Epithel zu neigen, welchem sie sich schließlich vollkommen auflegt (vgl. Fig. 15a u. b). Nur das äußerste Hinterende der Gregarine beteiligt sich nicht an dieser Anlagerung an das Epithel und wächst im weiteren Fortgange der Entwicklung weiter in der ursprünglichen, zur Epithelfläche senkrechten Richtung.

Diejenige Fläche der Gregarine aber, welche dem Epithel des Wirtes aufliegt und deren Ausdehnung beim Wachstum der Gregarine erheblich zunimmt, wandelt sich zur „Sohle“ des ausgebildeten Cephalonten um, indem auf ihr dünne wurzelartige Ausläufer aufzutreten beginnen, welche in das Epithel eindringen und die Filamente der erwachsenen Gregarine bilden. Die Stellen, von welchen diese wurzelartigen Ausläufer entspringen, beginnen sich in Gestalt zweier Längswülste zu erheben und diese verlängern sich an ihrem dem ursprünglichen Vorderende der Gregarine abgewandten Ende zu den stumpf endenden Fortsätzen, welche auch ihrerseits noch etwas in das Epithel eindringen (vgl. Fig. 15c u. d). Gleichzeitig aber findet eine Rückbildung des Epimeriten, d. h. des zuerst in das Darmepithel eingedrungenen Vorderendes der Gregarine statt.

Dort, wo der Sporozoit die Oberfläche des Epithels durchbrochen hat, tritt frühzeitig eine dunkle Zone auf, welche Léger und Duboscq als „réaction de tassement“ bezeichnen und welche die Verfolgung der Veränderungen erleichtert, die das in die Epithelzelle eingedrungene Vorderende der jungen Gregarine erleidet. Anfänglich ist dasselbe verhältnismäßig schlank und verläuft ähnlich wie das Epimerit von Pyxinia bald geradlinig, bald gekrümmt oder gar wellenförmig gebogen, nach Beginn der Einkrümmung der Gregarine gegen das Wirtsepithel in etwas schiefer Richtung. Sobald aber die Filamente hervorsprossen, beginnt auch das ursprüngliche intrazelluläre Vorderende der Gregarine, welches auf Grund des Vergleiches mit Pyxinia als Epimerit anzusprechen ist, sich rückzubilden und zu einem kurzen Kegel umzugestalten, welcher nur wenig in das Epithel eingedrungen erscheint und das bei Schilderung des erwachsenen Pterocephalus erwähnte „cornicnlum“ darstellt. Eine Abgrenzung dieses rudimentären Epimerits gegen das Protomerit ist nicht vorhanden (vgl. Fig. 15e).

Diese Differenzierung des Haftapparates verleiht der ganzen Entwicklung von Pterocephalus ihr charakteristisches Gepräge und wir werden in der Annahme nicht fehlgehen, daß auch bei anderen Dactylophoriden die kompliziert gestalteten Haftapparate in ähnlicher Weise sich entwickeln. Besonders nahe liegt diese Annahme bei der, wie Pterocephalus zwei Arten umfassenden Gattung Echinomera, deren weitgehende Analogie mit Pterocephalus durch Fig. 12e genügend erläutert wird. Aber auch Dactylophorus robustus, die einzige Art der Gattung, welche der Familie den Namen gegeben hat, besitzt ein stark verbreitertes Protomerit mit zahlreichen reihenweise angeordneten Fortsätzen, wenn diese

auch nicht wie bei Pterocephalus und Echinomera langgestreckt-fadenförmig, sondern nur kurz-fingerförmig sein sollen. Vielleicht wird sich in Zukunft noch zeigen, daß auch bei Dactylophorus ähnlich wie bis vor kurzem noch bei Pterocephalus nur erst die Basalabschnitte der Fortsätze des Epimerits bekannt sind. Aber auch wenn dies nicht der Fall sein sollte, dürfte die Entwicklung und die physiologische Bedeutung des Protomerits mit seinen Fortsätzen bei Dactylophorus eine ähnliche sein wie bei Pterocephalus.

Auch bei einigen anderen Gregarinen finden sich noch fadenförmige Fortsätze, welche an die Filamente von Pterocephalus erinnern, wenngleich sie in kreisförmiger Anordnung um das Vorderende der betreffenden Gregarinen herumstehen (Bothriopsis, Cometoides). Ihre Entwicklung ist nicht bekannt, aber speziell bei Cometoides capitatus Lég. ist es auffallend, daß ihr Ursprung an der Grenze von Epimerit und Protomerit liegt. Sollte dies vielleicht ein Hinweis darauf sein, daß auch hier wie bei Pterocephalus diese Fortsätze nicht dem Epimerit, sondern dem Protomerit angehören? Bei Cometoides crinitus Lég. zeichnet freilich Léger (1892, Taf. XVIII Fig. 2, in der Figurenerklärung irrtümlich als Pogonites [Lég. nec Heine = Cometoides Labbé] capitatus bezeichnet) den Ursprung der fraglichen Filamente als völlig innerhalb der Wirtszelle gelegen. Als Bildungen, die den Filamenten von Pterocephalus bis zu einem gewissen Grade vergleichbar sind, können wohl auch die starren Fortsätze angesehen werden, welche bei Ophryocystis die Fixierung am Darmepithel des Wirtes vermitteln, ohne freilich nennenswert in die Epithelzellen einzudringen.

Schließlich noch einige Worte über die Differenzierung des Körpers der Gregarine in Proto- und Deutomerit, welche, wie bereits erwähnt, gerade bei Pterocephalus am genauesten verfolgt worden ist. Die ersten Anzeichen der beginnenden Sonderung beider Körperabschnitte treten erst auf, nachdem der sekundäre Haftapparat bereits gebildet ist, und bestehen in Verschiedenheiten der Plasmastruktur. In dem hinteren Körperabschnitte der Gregarine, welcher den Kern enthält und später zum Deutomerit wird, beginnen sich grobkörnige Plasmaeinschlüsse anzusammeln. Der dem Epithel des Wirtes aufliegende Körperabschnitt der Gregarine, der spätere Protomerit, dagegen bleibt frei von solchen gröberen Einschlüssen und läßt nur eine feine Granulierung erkennen, wie sie auf jüngeren Stadien die ganze Gregarine zeigte (vgl. Fig. 15 d, in der freilich mit Rücksicht auf die Deutlichkeit der Autotypie die Plasmastruktur der Gregarine gröber gezeichnet ist als in der Originalabbildung

von Léger und Duboscq). Erst nach dem Auftreten dieser Strukturverschiedenheit tritt dann auch die ektoplasmatische Scheidewand zwischen den beiden Körperabschnitten der Gregarine auf und erst hierdurch ist die Sondernng des Gregarinenkörpers in Proto- und Deutomerit vollendet (vgl. Fig. 15e). Die Bildnng dieser Scheidewand selbst ist bisher bei Pterocephalus ebensowenig verfolgt worden wie bei anderen Arten. Dagegen sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, daß auch bei manchen anderen Gregarinen eine ähnliche, wenn auch nicht immer so weitgehende Strukturverschiedenheit zwischen Proto- und Deutomerit sich findet, wie bei Pterocephalus. Darüber freilich, ob auch bei diesen anderen Arten das Auftreten dieser Verschiedenheit der Plasmastruktur dem Auftreten der Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit vorausgeht, können wir zurzeit nur Vermutungen hegen.

c) Stylorhynchus[1]) und Gregarina.

Ist die Komplikation, welche die Entwicklung von Pterocephalus zeigt, durch den komplizierten Bau des Haftapparates bedingt, so zeigt Stylorhynchus longicollis F. St., dessen Entwicklung Léger und Duboscq (1903, 2) erst ganz neuerdings aufgedeckt haben, eine wesentlichere Abweichung von dem einfachen, durch Pyxinia vertretenen Typus. Bei Stylorhynchus ist die Wachstumsperiode kompliziert 1. durch das Auftreten einer knopfförmigen Anschwellung am Vorderende, welche an ein Epimerit erinnert, aber nicht das definitive Epimerit aus sich hervorgehen läßt, sondern rückgebildet wird, und 2. dadurch, daß der Kern der jungen Gregarine in das intrazellulär gelegene Vorderende wandert, um erst vor der Sonderung des Körpers in die drei Abschnitte Epi-, Proto- und Deutomerit wieder in das Hinterende zurückzuwandern. Fig. 16

[1]) Aus Zweckmäßigkeitsgründen gebrauche ich hier den allgemein üblichen Namen Stylorhynchus, obwohl ich glaube, daß derselbe aus Prioritätsgründen als synonym zu Rhizinia Hamm. eingezogen werden muß. Von den beiden Arten, die Hammerschmidt (1838) für diese Gattung namhaft macht, gehört nämlich die eine, Rhizinia oblongata Hamm., unzweifelhaft zur Gattung Stylorhynchus F. Stein 1848 e. p., Aimé Schn. 1875, da sie nächstverwandt mit deren typischer Art Stylorhynchus longicollis F. St. ist. Die andere Art, Rhizinia curvata Hamm., ist zu wenig bekannt, als daß man über ihre systematische Stellung ein Urteil hätte. Trotzdem kann aber die Gattung Rhizinia nicht als Genus inquirendum auf diese Art beschränkt werden, da Hammerschmidt (1838) die Rhizinia oblongata ausdrücklich als den „Hauptrepräsentant", d. h. in moderner Ausdrucksweise als die typische Art der Gattung bezeichnet hat. Labbé (1899) scheint letzteres übersehen zu haben.

erläutert diese Verhältnisse. Das in Fig. 16b u. c sichtbare Knöpfchen am Vorderende der Gregarine, von Léger und Duboscq als „transitorisches Epimerit“ bezeichnet, entsteht durch Verkürzung des anfänglich wie bei Pyxinia und Pterocephalus in Gestalt eines dünnen, wurzelähnlichen Ausläufers in eine Epithelzelle eingedrungenen Vorderendes der jungen Gregarine (vgl. Fig. 16a). Es

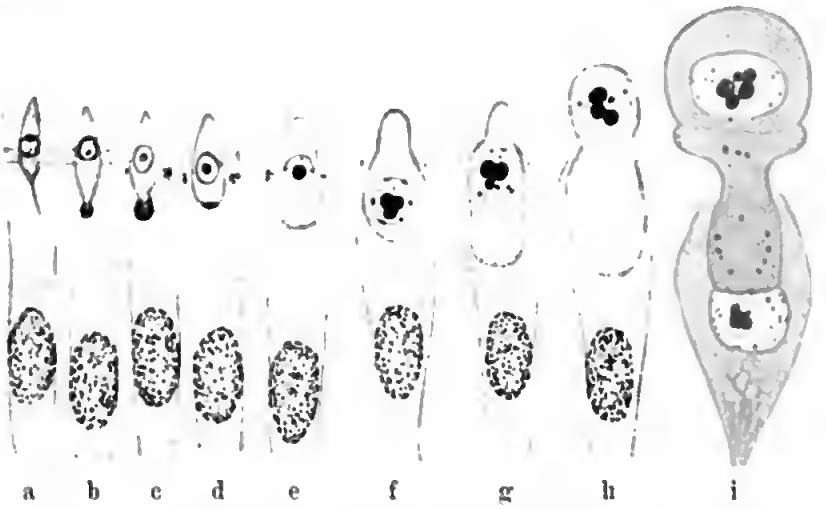


Fig. 16. Entwicklung von Stylorhynchus longicollis F. St. Nach Léger und Duboscq (1903, 2).

enthält stark färbbare, körnige Einschlüsse. Während es sich allmählich rückbildet, schwillt der sich anschließende Körperabschnitt, das spätere definitive Epimerit, mehr und mehr an und beladet sich gleichzeitig ebenfalls mit einer stark färbbaren Substanz. In diesen noch innerhalb der Wirtszelle gelegenen Körperabschnitt wandert nun der Kern der Gregarine hinein (vgl. Fig. 16f). Der auf diesem Stadium relativ kleine, außerhalb des Epithels gelegene hintere Abschnitt der Gregarine ist aus klarerem Protoplasma zusammengesetzt [1]) und gegen den intrazellulären Körperteil durch eine Ringfurche abgegrenzt. Später wandert der Kern wieder in den rasch an Größe zunehmenden extrazellulär gebliebenen hinteren Abschnitt der Gregarine zurück (Fig. 16h), und während bisher das intrazelluläre Vorderende im Wachstum voranging, nimmt jetzt auch der extrazelluläre hintere Körperabschnitt rasch an Größe zu. Durch Auftreten einer Scheidewand sondert er sich in Protomerit und Deutomerit, während der intrazelluläre vordere Abschnitt das Epimerit

[1]) Diese Strukturverschiedenheit ist bei der Reproduktion von Fig. 16 nicht deutlich zum Ausdruck gekommen.

aus sich hervorgehen läßt (Fig. 16 i). Damit ist im wesentlichen die Organisation der erwachsenen Gregarine erreicht. Alle weitere Differenzierung besteht in der Hauptsache nur noch im zunehmenden Wachstum, bis schließlich durch Abwerfen des Epimerits der Cephalont sich in den Sporont umwandelt (vgl. Fig. 17).

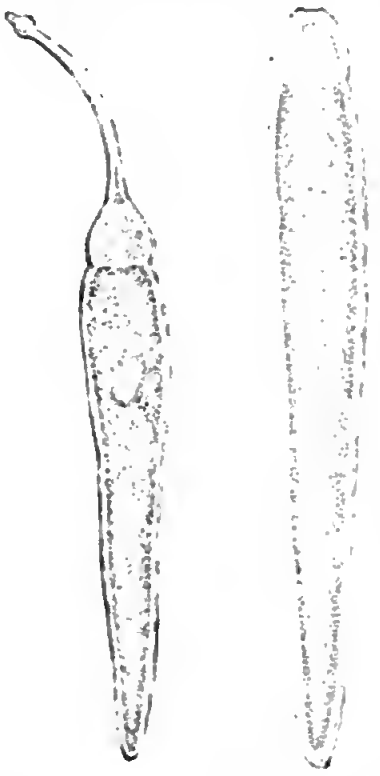


Fig. 17. Cephalont (a) u. Sporont (b) von Stylorhynchus longicollis F. St. Nach Aimé Schneider (1876).

Mit Sicherheit ist diese Art der Entwicklung noch bei keiner anderen Gregarine beobachtet. Möglich, daß sich eine im Darm von Scolopendra fuliginosa schmarotzende Dolicocystisart, die Caullery und Mesnil (1901) untersucht haben, ähnlich verhält. Nähere Angaben über dieselbe fehlen zwar bisher noch. Doch geben Caullery und Mesnil an, daß junge Gregarinen zu $^2/_3$—$^3/_4$ im Innern der Darmepithelzellen sitzen und daß auch der Kern in diesem intrazellulären Körperabschnitt enthalten sei. Unter Berufung auf Bütschli nehmen Caullery und Mesnil eine ähnliche Entwicklung auch für Gregarina blattarum an. Indessen handelt es sich hierbei offenbar nur um ein Mißverständnis, denn Bütschli (1881) betont ausdrücklich, daß die von ihm beobachteten jungen Gregarinen wohl bis zur Hälfte oder auch bis über die Hälfte in die Epithelzellen eingesenkt waren, daß aber der Kern stets der freigebliebenen Außenhälfte eingebettet war. Ganz entsprechend dieser Angabe von Bütschli haben auch Léger und Duboscq (1902, 3) in ihrer großen Gregarinenarbeit die Entwicklung der beiden von ihnen untersuchten Gregarinaarten, Gregarina acridiorum (Lég.) und Gregarina munieri (Aimé Schn.), geschildert. Der nur zum Teil in die Epithelzelle eingedrungene Sporozoit verkürzt sich sehr stark, sein intrazellulärer Abschnitt wächst anfänglich etwas rascher und färbt sich stärker wie der zwischen den Basalabschnitten der Wimpern des Darmepithels gelegene hintere Körperabschnitt der jungen Gregarine, aber dauernd sollte der Kern in dem letzteren liegen bleiben, aus dem später Proto- und Deutomerit hervorgehen,

während das in die Epithelzelle eingedrungene Vorderende sich zum Epimerit umwandelt (vgl. Fig. 18 u. 19). Später haben Léger und

Fig. 18. Gregarina acridiorum Lég. aus Caloptenus italicus L. Nach Léger und Duboscq (1902, 3). — a) Sporozoiten. Vergr. 800:1. — b—e) Junge Gregarinen im Epithel. Vergr. 1000:1.

Duboscq (1903, 2) diese Schilderung allerdings etwas eingeschränkt. Berndt (1902) hat in seiner in dieser Zeitschrift erschienenen Gregarinenarbeit eine einzelne junge Gregarina cuneata abgebildet (Taf. 11 Fig. 1), bei der der Körper bereits in zwei gesonderte Abschnitte zerfallen ist und der Kern im vorderen derselben liegt. Léger und Duboscq haben daraufhin ihre Präparate noch einmal durchmustert, aber kein ähnliches Stadium gefunden. Trotzdem möchten sie es jetzt mit Rücksicht auf die zitierte Figur von Berndt nicht für unmöglich halten, daß auch bei Gregarina eine ähnliche Wanderung des Kernes stattfindet, wie wir sie bei Stylorhynchus verfolgt haben.[1])

Fig. 19. Gregarina acridiorum Lég. Ältere Wachstumsstadien. Nach Léger und Duboscq (1902, 3). Vergr. 500:1.

[1]) Berndt (1902) gibt übrigens für Gregarina cuneata F. St., aber auch nur für diese eine Art, an: „Die jüngsten kugeligen Gregarinen sind ganz von der Epithelzelle eingeschlossen." Da indessen alle weiteren Details fehlen und wir über die feinere Struktur des Parasiten und seiner Wirtszelle gar nichts erfahren, darf es mit Rücksicht auf die sorgfältigen Untersuchungen von Léger und Duboscq (1902, 3) noch als fraglich angesehen werden, ob dieser gelegentlichen Angabe Berndt's ein größerer Wert beigemessen werden darf, als der entsprechenden Angabe, die noch kürzlich Laveran und Mesnil (1900) für Pyxinia frenzeli gemacht haben und die von Léger und Duboscq (1902, 3) inzwischen als irrtümlich dargetan worden ist.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß bei Stylorhynchus das Stadium mit intrazellulärem Kern bereits von Aimé Schneider gesehen worden war, wenn es auch in Zusammenhang mit der irrtümlichen Auffassung von dem anfänglich intrazellulären Wachstum der Gregarinen als Beginn der Auswanderung der Gregarine aus der Wirtszelle aufgefaßt wurde. Auch bei Gamocystis und Pileocephalus scheint Aimé Schneider (1885, 2) entsprechende Stadien gesehen zu haben, so daß also auch bei diesen vielleicht eine ähnliche Kernwanderung wie bei Stylorhynchus stattfindet.

2. Polycystide Darmgregarinen der Myriapoden mit intrazellulärem Wachstum. (Gattung Stenophora.)

Scheint nach den Untersuchungen von Léger und Duboscq der Regel nach bei den polycystiden Gregarinen nur das sich zum Epimerit umwandelnde Vorderende des Sporozoiten in die Epithelzelle einzudringen, so ist diese Regel doch nicht ohne Ausnahme. Wenigstens für die auf Myriapoden beschränkte Gattung Stenophora konnte

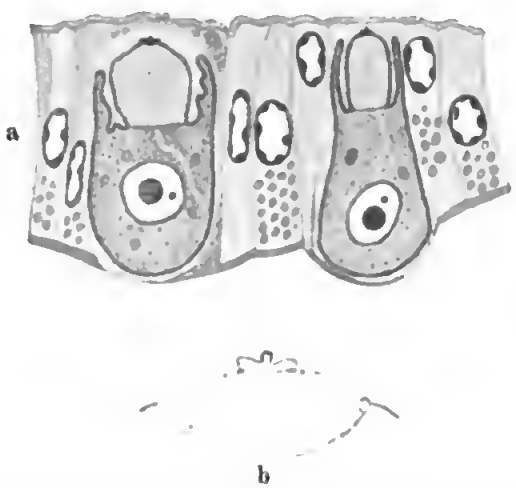


Fig. 20.

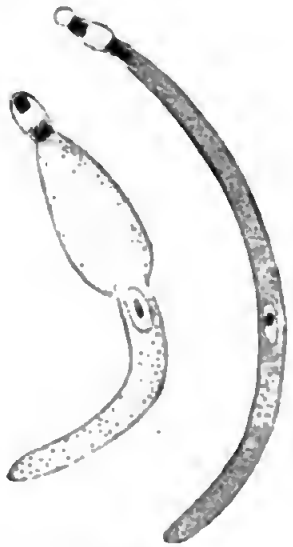


Fig. 21.

Fig. 20. Stenophora brölemanni Lég. et Dub. Nach Léger und Duboscq (1903, 1). a) Querschnitt durch den Darm von Blaniulus hirsutus Brölem. mit zwei Gregarinen. Vergr. 800 : 1. — b) Protomerit der Gregarine. Vergr. 1250 : 1.

Fig. 21. Stenophora nematoides Lég. et Dub. aus Strongylosoma italicum Latzel. Nach Léger und Duboscq (1903, 1). Vergr. 400 : 1.

der Nachweis erbracht werden, daß der ganze Parasit intrazellulär liegt. Speziell ist dies für die Art Stenophora brölemanni Lég. und Dub. nachgewiesen worden (vgl. Fig. 20a). In welcher

Weise diese sich freilich zu Beginn ihrer Entwicklung in dem Epithel einnistet, konnte noch nicht verfolgt werden. Die bisher allein gefundenen älteren Stadien lagen jedenfalls stets völlig innerhalb des Epithels. Ob sie aber innerhalb einer Wirtszelle oder zwischen den Darmepithelzellen herangewachsen waren, wollen Léger und Duboscq schon nicht mehr mit Sicherheit entscheiden. Wahrscheinlich ist freilich das erstere, zumal mitunter neben der Gregarine noch ein zusammengepreßter und atrophierter Rest eines Kernes beobachtet wurde, der der zerstörten Wirtszelle angehört haben dürfte. Die Lagerung der Parasiten im Epithel ist auch insofern charakteristisch, als ihr Vorderende dem Darmlumen zugekehrt ist und das Protomerit in der Regel in das Deutomerit invaginiert war, wie dies Fig. 20 a zeigt. Léger und Duboscq (1903, 2) wollen dieses intrazelluläre Wachstum als charakteristisch für die Gattung Stenophora ansehen, welche bisher zur Familie der Gregariniden gerechnet wurde, für welche die beiden französischen Gelehrten aber mit Rücksicht auf jene Eigentümlichkeit nunmehr eine besondere Familie der Stenophoriden schaffen.

Ungeachtet ihres intrazellulären Wachstums besitzt jedoch Stenophora brölemanni an ihrem Vorderende noch eine eigentümliche Bildung, welche an das Epimerit anderer Polycystideen erinnert (vgl. Fig. 20 b). Dieselbe erinnert in ihren Formverhältnissen an einen flachen Saugnapf, von dessen Mitte sich noch eine Spitze erhebt, und dient vielleicht dazu, den freigewordenen Parasiten noch wieder sekundär an dem Darmepithel seines Wirtes zu fixieren. Sie könnte alsdann dem Tastpseudopod von Lankesteria ascidiae homologisiert werden. Direkt beobachtet wurde eine derartige Fixierung von Léger und Duboscq (1903, 1) bei einer anderen Art der Gattung, Stenophora nematoides. Hier wurde vor dem Protomerit noch ein hyaliner, anscheinend sehr beweglicher, bald abgerundeter, bald abgeplatteter oder saugnapfähnlich eingebuchteter Plasmafortsatz beobachtet (Fig. 21), mit Hilfe dessen sich der Parasit an dem Epithel fixierte.

3. Die Cölomgregarinen der Arthropoden, deren Zusammengehörigkeit mit polycystiden Darmgregarinen Léger annimmt.

a) Die Cölomgregarinen der holometabolen Insekten.

In seiner Thèse bezeichnet Léger (1892) als „Formes coelomiques" nicht die frei in der Leibeshöhle lebenden Monocystideen, sondern Formen, welche ihre Entwicklung in den äußeren Schichten der

Darmwandung vollenden, die hierbei bruchsackartig in die Leibeshöhle hinein vorgewölbt werden. Léger hatte solche Formen bei einigen holometabolen Insekten gefunden, deren Larven in ihrem Darm Polycystideen beherbergten, und brachte nun diese beiderlei Gregarinenformen in einen Zusammenhang durch die Annahme, daß vor Beginn der Metamorphose des Insektes die Darmgregarine in die Darmwand einwandere und sich dort zur Cölomform umwandele. Hierdurch sollte die Möglichkeit geschaffen werden, die Infektion von der einen auf die nächstfolgende Larvengeneration zu übertragen. Léger stützte sich bei dieser Annahme namentlich auf Beobachtungen bei Tipula oleracea, die im Larvenzustande von drei verschiedenen Polycystideen (Gregarina longa, Hirmocystis ventricosa und Actinocephalus tipulae) heimgesucht wird. Wenn die Verpuppung der Larve herannaht, werden die vorher häufigen Gregarinencysten im Kote der Larve immer seltener, um schließlich ganz zu verschwinden. Wurde eine solche Larve alsdann untersucht, so wurden entweder überhaupt keine Gregarinen mehr frei im Darm gefunden, oder nur noch sehr spärliche, die sich dann auch noch in einem so ungünstigen Ernährungszustand befanden, daß eine Encystierung unnütz oder gar unmöglich erschien. Dafür aber wurden junge Gregarinen in der Bindegewebshülle des Darmes gefunden. An diesen Gregarinen ließ sich während des Puppenstadiums ihres Wirtes die Sporogonie verfolgen und in der Imago wurden dann reife Gregarinencysten gefunden, deren Kopulationscysten („Sporen") eine auffällige Ähnlichkeit mit denen der polycystiden Darmgregarinen erkennen ließen. Am häufigsten waren solche, die lebhaft an die Kopulationscysten von Gregarina longa erinnerten und nur etwas größer waren. Seltener scheinen zwei andere Arten von „Sporen" beobachtet worden zu sein, welche nach Léger's Annahme mit Wahrscheinlichkeit („vraisemblablement") den beiden anderen Arten von Darmgregarinen entsprechen sollten. Ähnliche Beobachtungen wurden auch noch bei einer anderen, der Gattung Limnobia angehörenden Diptere gemacht (Darmgregarine der Larve: Hirmocystis polymorpha Lég.), sowie ferner bei Phryganea grandis (Darmgregarine der Larve: Pileocephalus heeri [Köll.]), bei Oryctes nasicornis L. (Darmgregarine der Larve: Didymophyes gigantea F. St.) und bei Geotrupes stercorarius L. (Darmgregarine: Didymophyes paradoxa F. St., bisher freilich nur in der Imago gefunden, aber sehr selten, so daß Léger annimmt, sie sei in der daraufhin noch nicht untersuchten Larve häufiger). Der sichere Nachweis der Identität der beiderlei Gregarinenformen ist in keinem

Falle erbracht, dieselbe bleibt vielmehr durchaus hypothetisch und es liegt anstatt ihrer auch die Möglichkeit vor, daß die Cölomformen ganz anderen Arten angehören, wie die polycystiden Darmgregarinen derselben Wirte, und zwar Arten, die den monocystiden Cölomgregarinen angeschlossen werden müßten.

Außer den angeführten Insekten hatte Léger eine ähnliche Cölomform auch noch bei einem Schmetterling aus der Familie der Pyraliden, Crambus perlellus, beobachtet, hier freilich ohne daß bisher eine entsprechende polycystide Darmgregarine bekannt geworden wäre.

Auch die bereits früher besprochenen Cölomgregarinen der hemimetabolen Insekten wollte Léger in Zusammenhang mit polycystiden Darmgregarinen bringen. Die von Kunstler (1887) in Periplaneta americana (L.) entdeckte Diplocystis schneideri wurde von Léger (1892) als Cölomform der Gregarina blattarum Sieb. angesehen, und ebenso Syncystis mirabilis Aimé Schn. aus Nepa cinerea L. als Cölomform des Coleorhynchus heros (Aimé Schn.). Infolgedessen mußte sich auch Cuénot (1897 u. 1901) bei Entdeckung der Diplocystis major die Frage vorlegen, ob diese nicht auch nur eine Cölomform der gleichfalls in Gryllus domesticus L. schmarotzenden Gregarina macrocephala (Aimé Schn.) sei. Die Folgezeit hat ihm jedoch recht gegeben, wenn er sich für die Selbständigkeit der Diplocystis entschied, und damit dürfte auch die Selbständigkeit von Diplocystis schneideri und Syncystis mirabilis als sichergestellt gelten können. Kann es aber auch nur für die Cölomgregarinen der holometabolen Insekten wirklich noch als wahrscheinlich gelten, daß es sich nicht um eine wohlcharakterisierte Gruppe selbständiger Arten, sondern nur um besondere Entwicklungsformen polycystider Darmgregarinen handelt? — Aus neuerer Zeit liegen nur kurze Angaben über zwei neue Arten solcher Gregarinen vor.

L. F. Blanchard (1902), ein Schüler Léger's, fand frei in der Leibeshöhle von Carabus auratus L. eine monocystide Gregarine und deren Cysten, welche er Monocystis legeri nov. spec. nennt, da er einen entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang mit Ancyrophora gracilis Lég., der polycystiden Darmgregarine desselben Wirtes, nicht für wahrscheinlich hält.

Ferner fand Johnson (1902) am Magen von Anopheles maculipennis Meig. Gregarinen, welche ähnlich den Oocysten der Malariaparasiten sich in der Tunica elastico-muscularis angesiedelt hatten und also lebhaft an die von Léger bei Tipula u. a. ge-

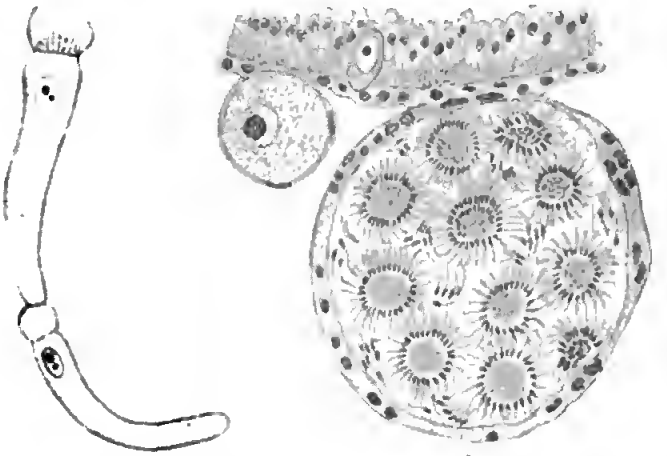
fundenen Cölomgregarinen erinnern. Die Entwicklung dieser Gregarinen aus Anopheles ist jedoch noch nicht verfolgt.

Ob auch die von Ross (1897, 1898) in den Larven indischer Culices sehr häufig gefundenen Gregarinen zu dieser Gruppe von Cölomgregarinen gehören, ist aus dessen kurzen Angaben nicht mit Sicherheit zu entnehmen. Die von Ross Gregarina (Monocystis) culicis genannte Form soll ihre „intercellular and free stages" in dem Magen der Culexlarve durchmachen, gegen Ende des Larvenstadiums aber in die Malpighi'schen Gefäße einwandern, dort während des Puppenstadiums sich encystieren und „Pseudonavizellen" mit je zwei Sporozoiten bilden. Die letzte Angabe wirft natürlich auf diese ganze Schilderung ein etwas zweifelhaftes Licht, da wir bisher erst eine einzige Gregarine kennen, deren Kopulationscysten („Pseudonavizelleu") nicht acht Sporozoiten enthielten, und auch bei dieser Art (Selenidium echiuatum Caull. und Mesn. 1899) die Zahl der Sporozoiten doch immerhin noch vier beträgt, während eine Zweizahl der Sporozoiten bisher nur bei Coccidien beobachtet worden ist. Jedenfalls lassen die Angaben von Ross (1898) über die Entwicklung seiner Monocystis culicis bisher keinerlei Analogie mit anderen besser bekannten Gregarinen erkennen.

b) Die Cölomgregarinen der Crustaceen. (Gattung Aggregata Frnz.)

Einen ähnlichen Zusammenhang zwischen frei im Darmlumen lebenden Polycystideen und in der Darmwand eingeschlossenen Cysten hatte bereits früher Frenzel (1885) für eine Gregarine, Aggregata portunidarum Frnz., angegeben, die er in Portunus arcuatus und in Carcinus maenas gefunden hatte. Seine Schilderung der Entwicklung dieser Gregarine wich aber in mehrfacher Hinsicht so stark von unseren sonstigen Kenntnissen ab, daß sie berechtigten Zweifeln begegnen mußte. In den letzten Jahren haben nun aber Léger (1901, 1) bzw. Léger und Duboscq (1903, 4) zwei andere Gregarinen in Pinnotheres pisum Penn. bzw. in Eupagurus prideauxi Leach und Eupagurus sculptimanus Lucas gefunden, die mit der von Frenzel entdeckten Art so große Ähnlichkeit aufweisen, daß sie von Léger der bisher zweifelhaft gewesenen Gattung Aggregata eingereiht werden mußten. Bei Pinnotheres sowohl, dem Wirt von Aggregata coelomica Lég., wie auch bei Eupagurus, dem Wirt von Aggregata vagans Lég und Dub., fanden sich nun zugleich mit frei im Darmlumen lebenden Polycystideen auch wieder subepithelial in der Darmwand schmarotzende

und deren äußerste Schicht stark hervorbuckelnde Cysten (vgl. Fig. 22). Bei keinem von ihnen wurden dagegen bisher Gregarinencysten frei im Darme gefunden. Könnte dies der Annahme einer Zusammengehörigkeit von Darmgregarinen nnd Cölomcysten eine gewisse Stütze verleihen, so ist doch andererseits bei den Darmgregarinen eine paarweise Vereinigung beobachtet, wie sie bei anderen Polycystideen das Vorspiel zur Konjugation und Encystierung bildet. Weder erscheint aber die nachträgliche Einwanderung eines solchen Gregarinenpaares in die Darmwand vorstellbar, noch lassen die tatsächlich in der Darmwand beobachteten jungen Gregarinen eine Ähnlichkeit mit den polycystiden Darmgregarinen erkennen (vgl. Fig. 22). Léger und Duboscq (1903, 4) betonen denn auch selbst die bisherige Lückenhaftigkeit ihrer Beobachtungen, die die Annahme eines entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhanges zwischen den verschiedenen in dem



a b

Fig. 22. Aggregata vagans Lég. et Dub. aus Eupagurus prideauxi Leach. Nach Léger und Duboscq (1903, 4). Vergr. 250 : 1.

a) Polycystide Darmgregarine. — b) Schnitt durch die Darmwand des Wirtes mit einer das Epithel durchwandernden Gregarine, einer jungen Cölomgregarine und einer reifen Gregarinencyste.

gleichen Wirt von ihnen beobachteten Parasitenformen noch hypothetisch erscheinen lasse, obwohl Léger (1901, 1) selbst diesen Zusammenhang von freien Darmgregarinen und Cölomcysten für nicht zweifelhaft hält.

Die anderen Gregarinenarten, die Labbé (1899) noch zur Gattung Aggregata zieht, obwohl Frenzel (1885) in derselben Arbeit, in welcher er diese Gattung aufgestellt hat, sie noch sämtlich zu Gregarina rechnet, Gregarina conformis Dies., Greg. dromiae Frnz., Greg. nicaeae Frnz. und Greg. caprellae Frnz. sind

bisher nur als im Darm lebende Cephalonten oder Sporonten beobachtet worden. Ähnliche Entwicklungsvorgänge, wie sie als typisch für die Gattung Aggregata angesehen werden, sind bei ihnen noch gänzlich unbekannt, somit also auch ihre Zugehörigkeit zu dieser Gattung noch höchst zweifelhaft. Eine weitere Art endlich, die Labbé (1899) gleichfalls noch dieser Gattung zuzählt, die Gregarina praemorsa Dies., beruht gar nur auf einer alten Beobachtung von Redi (1708), deren Beziehung auf eine Gregarine bereits Bütschli (1882) angezweifelt hat.

Anhang:

Die Darmgregarinen der Anneliden, insbesondere die Entwicklung der Selenidien.

Außer bei Arthropoden sind polycystide Darmgregarinen namentlich noch bei polychäten Anneliden gefunden worden, und gerade diese Gregarinen der Polychäten bieten wegen der noch nicht so hoch differenzierten Sonderung verschiedenwertiger Körperabschnitte ein ganz besonderes Interesse dar. Trotzdem sind unsere Kenntnisse derselben noch recht geringfügig. Angaben über die Entwicklung während der Wachstumsperiode haben nur Caullery und Mesnil (1899, 2 und 1901) für einige Arten gemacht. Es scheint hiernach, daß diese Gregarinen zum Teil wie die Mehrzahl der Polycystideen der Arthropoden nur teilweise in eine Darmepithelzelle eindringen, zum Teil dagegen auch nach Art der monocystiden Darmgregarinen völlig intrazellulär heranwachsen. Dieses Verhalten ist aber um so mehr von Interesse, als auch der Vergleich der ausgebildeten Gregarinen zeigt, daß gerade die Darmgregarinen der Polychäten die Kluft zwischen Polycystideen und Monocystideen überbrücken helfen.

Die verhältnismäßig genauesten Angaben haben Caullery und Mesnil (1899, 2) über zwei Selenidien aus Cirratulus cirratus gemacht, die deshalb hier auch zuerst besprochen werden. Die anderen Arten werden in einer späteren Publikation (Caullery und Mesnil 1901) nur kurz erwähnt. Die beiden Selenidien aus Cirratulus sind mit Rücksicht darauf, daß ihre Sporogonie noch unbekannt ist, noch nicht benannt, sondern nur als das kommaförmige und das semikolonförmige Selenidium („Sel. en virgule“ und „Sel. en point et virgule“) unterschieden.

1. Das kommaförmige Selenidium aus Cirratulus cirratus scheint sich in der Art seiner Entwicklung an Pyxinia anzuschließen,

insofern es nämlich nur mit seiner Spitze in die befallene Darmepithelzelle einzudringen scheint (vgl. Fig. 23). Aus dieser Spitze geht ein knopfförmiges Epimerit hervor, welches später abgeworfen (oder rückgebildet?) wird (vgl. Fig. 24).

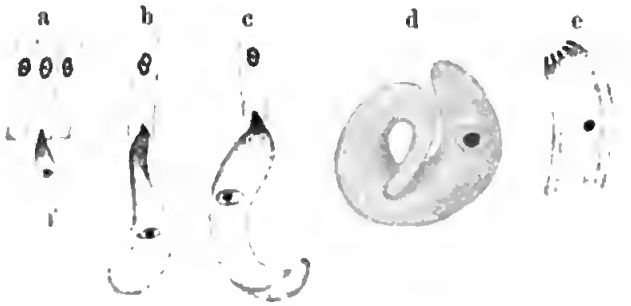


Fig. 23.

Fig. 24.

Fig. 23. Entwicklung des „kommaförmigen" Selenidium aus Cirratulus cirratus nach Caullery und Mesnil (1899, 2). Vergr. 500:1.
a—c) Festsitzende Jugendformen. d) Freie Darmgregarine. e) Vorderende einer freien Darmgregarine mit deutlicher Kannelierung.

Fig. 24. Selenidium aus dem hinteren Darmabschnitt von Cirratulus cirratus, das sich an das „kommaförmige" Selenidium anzuschließen scheint, aber sehr viel gestreckter ist. Nach dem Leben. Nach Caullery und Mesnil (1899, 2). Vergr. 500:1.
a) Vorderende mit knopfförmigem Epimerit. b) Epimeritloser Sporont.

2. Das semikolonförmige Selenidium aus demselben Wirt dringt dagegen tiefer in die Wirtszelle ein. In Fig. 25c sehen wir nur sein zugespitztes Hinterende aus der Epithelzelle frei herausragen; der Hauptteil des Körpers einschließlich des Kerns steckt dagegen in der Wirtszelle. Die weitere Entwicklung führt aber schließlich dazu, daß das in das Darmlumen hineinragende Ende der Gregarine sehr viel stärker wächst, daß der Kern in diesen extrazellulären Körperabschnitt hinüberwandert und daß der innerhalb der Wirtszelle verbleibende Vorderkörper sich als ein besonderer, kugeliger, von Caullery und Mesnil als Epimerit angesehener Körperabschnitt abgliedert. Es besteht also bezüglich dieser Entwicklungsstufen eine gewisse Analogie mit Stylorhynchus. In Fig. 25 ist der dem Punkt des Semikolons entsprechende Vorderkörper noch im Gegensatz zu dem Vorderende der jüngeren Stadien interzellulär gezeichnet. Anfänglich nahmen nämlich Caullery und

Mesnil (1899, 2) an, daß die Gregarine ihre Wirtszelle verließe und auf späteren Stadien zwischen mehreren Zellen eingekeilt sei. Später haben sie sich jedoch davon überzeugt, daß dies nur eine Täuschung war, bedingt durch die Degeneration der Wirtszelle, die erheblich hypertrophiert, das 5—6fache ihres normalen Breitendurchmessers erreicht und die Gestalt eines Kegels annimmt mit der Basalmembran des Epithels zugewandter Spitze (vgl. Caullery und Mesnil 1901).

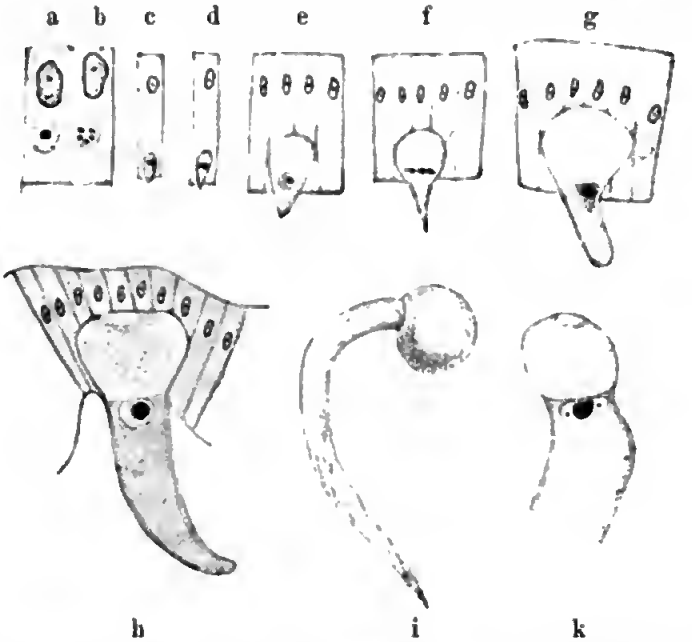


Fig. 25. Entwicklung des „semikolonförmigen" Selenidium aus Cirratulus cirratus. Nach Caullery und Mesnil (1899, 2). — a) Intrazelluläre Gregarine (?). b) Ungeschlechtliche Vermehrung im Innern der Wirtszelle (?). c—h) Allmähliche Differenzierung des mit seinem Vorderende in der Epithelzelle fixierten Selenidium. i) Freie Darmgregarine nach dem Leben. k) Längsschnitt durch das Vorderende einer freien Darmgregarine. Vergr. von a—b 680 : 1, von c—k 400 : 1.

Ist nun aber das in Fig. 25c abgebildete Stadium, von dem ich ausging, wirklich das jüngste, das zur Beobachtung gelangte? Caullery und Mesnil (1899, 2) glauben es nicht. Sie fanden nämlich völlig innerhalb der Darmepithelzellen rundliche Körper, welche vielfach eine kompakte rundliche Chromatinmasse enthielten (vgl. Fig. 25a). Sie nehmen nun an, daß dies die jüngsten, völlig intrazellulär gelegenen Stadien der Gregarine seien und daß also die Gregarine sich nach dem früher allgemein akzeptiert gewesenen Schneider'schen Schema entwickelte (vgl. oben S. 119—122). Als sicher bewiesen kann dies aber noch nicht gelten, zumal die beiden französischen Gelehrten ebensolche intrazelluläre Körper auch mit mehreren (2—8) Chromatin-

massen anstatt einer einzigen beobachteten (vgl. Fig. 25 b). Sie denken an die Möglichkeit, daß es sich hier um eine ungeschlechtliche Vermehrung, vergleichbar der Schizogonie der Coccidien, handele — halten es aber noch keineswegs für sicher, ob diese Körper mit mehreren Chromatinmassen wirklich in den Entwicklungskreis der Gregarine gehören. Warum soll dies dann aber für die entsprechenden Körper mit einer einzigen Chromatinmasse sicher sein?

3. Zwei andere Selenidien aus Scolelepis fuliginosa bzw. Spio martinensis sollen nach Caullery und Mesnil (1901) ähnlich der Lankesteria den größten Teil ihrer Wachstumsperiode innerhalb einer Darmepithelzelle ihres Wirtes durchmachen. Ausdrücklich wird die leichte Erkennbarkeit dieser Gregarinen auf Grund ihrer zahlreichen Myoneme sowie der Struktur von Kern und Protoplasma betont. Dagegen wird nichts erwähnt von einer epimeritähnlichen Differenzierung des Vorderendes. Beide Arten schließen sich angenscheinlich eng an die früher besprochenen monocystiden Darmgregarinen an.

4. Ein weiteres Selenidium aus Scolelepis fuliginosa. welches durch den Besitz eines einzigen mächtigen Myonems gekennzeichnet ist, soll gleichfalls völlig in die Darmepithelzellen eindringen, aber dort durch Schizogonie in ca. 12 Merozoiten zerfallen. Erst diese geraten dann wieder in das Darmlumen, fixieren sich aber ihrerseits an den Epithelzellen nur mit ihrem Vorderende, wie das kommaförmige Selenidium aus Cirratulus und wie Pyxinia.

5. Außer diesen Selenidien führen Caullery und Mesnil (1901) noch eine weitere Gregarinenart aus Scolelepis fuliginosa an, die sie der Gattung Doliocystis zuzählen und die ich bereits früher (S. 134) erwähnte, da ihre Entwicklung während der Wachstumsperiode ähnlich derjenigen von Stylorhynchus zu verlaufen scheint. Wenigstens soll sie nach Caullery und Mesnil nicht völlig in die Wirtszelle eindringen, aber es soll doch auch in jungen Entwicklungsstadien nur $^1/_3$—$^1/_4$ des Körpers noch aus der Wirtszelle herausragen. Auch der Kern liegt anfänglich noch innerhalb der Wirtszelle, um erst später in den extrazellulären Körperteil hinüberzuwandern, während der intrazelluläre Vorderkörper zum Epimerit wird (vgl. hierzu auch das unter 2. besprochene Selenidium).

6. Anschließend an diese von Caullery und Mesnil untersuchten Gregarinen ist hier ferner noch die kürzlich von Nusbaum (1903) beschriebene Schandinnella henleae aus Henlea leptodera Vejd. anzuführen, die einzige Darmgregarine, die bisher aus einem Oligochäten bekannt geworden ist, die sich aber, so weit sie sich

auch sonst von allen anderen Gregarinen entfernt, in ihrem Habitus an die bisher nur durch ihren nematoiden Habitus charakterisierte Gattung Selenidium anzuschließen scheint. Auch die Schaudinnella dringt nur mit ihrem Vorderende in die Darmepithelzellen ein, und zwar nur mit der Spitze des Sporozoiten, aus der der knopfförmige Epimerit hervorgeht. Ihre weitere Entwicklung kann erst im Zusammenhange mit der Fortpflanzung der Gregarinen besprochen werden. Mit Rücksicht auf meine frühere Besprechung der Gattung Aggregata sei hier nur noch angeführt, daß Nusbaum's Schilderung der Entwicklung von Schaudinnella etwas an die Angaben über Aggregata erinnert. Auch bei Schaudinnella finden sich nämlich hiernach Cysten in der Darmwand unterhalb des Epithels. Die Durchwanderung des Darmepithels soll erst nach der Kopulation erfolgen seitens der von einem „Häutchen" umgebenen Amphionten.

7. Endlich kann in diesem Zusammenhange auch noch eine alte Angabe von Leydig (1851, 1) angeführt werden, die sich auf Gonospora terebellae (Köll.) bezieht und die ich hier zitiere, da zwar die Irrtümlichkeit von Leydig's Deutung vielfach, die Richtigkeit seiner tatsächlichen Beobachtungen aber, soweit ich die Literatur kenne, niemals betont worden ist. „Im Darm einer Terebella trifft man" nach Leydig „die bestimmtesten Übergänge einer dort sehr häufigen Gregarine in einen Rundwurm. Die Gregarine nämlich, die anfangs spindelförmig und völlig regungslos ist, zieht sich allmählich mehr in die Länge und nimmt so eine zylindrische, wurmförmige Gestalt an. Der in der spindelförmigen Gregarine anfangs einmassige körnige Inhalt sondert sich in Längsstriemen, welche die ersten Andeutungen der Eingeweide bilden. Das Tierchen fängt während dieser Metamorphose an, sich zu regen, bis schließlich ein munteres Rundwürmchen sich herumkrümmt und windet, dem man seine Herkunft noch deutlich dadurch ansieht, daß der „Kern" der spindelförmigen Gregarine sich auch noch in dem Rundwurme an derselben Stelle als helle Blase mit einem Korne erhalten hat." Daß diese „helle Blase" in der Tat der Kern der ausgebildeten Gregarine ist, braucht wohl kaum besonders betont zu werden. und die „Längsstriemen", die Leydig in seiner historisch interessanten Notiz für die Anlage der Eingeweide eines Nematoden gehalten hat, sind natürlich nichts anderes wie die Längsstreifen, die wir bei allen Selenidien finden und die nach Caullery und Mesnil durch längsverlaufende Myoneme gebildet werden (vgl. unten die Besprechung des Ektoplasmas und seiner Differenzierungen). Daß Leydig diese Gregarine für einen Nematoden gehalten hat, ist aber

um so weniger verwunderlich, da sogar noch Aimé Schneider (1876) in denselben Irrtnm verfallen konnte.

III. Die ausgebildeten Gregarinen.

1. Die Formverhältnisse der Gregarinen und die Sonderung verschiedener Körperabschnitte.

Die ausgebildeten Gregarinen weisen in ihren allgemeinen Form- und Organisationsverhältnissen namentlich insofern bemerkenswerte Verschiedenheiten auf, als bei sehr vielen von ihnen der Körper in mehrere wohlcharakterisierte, innerhalb der Protozoen ohne rechte Analogie dastehende Abschnitte zerfallen ist, ohne doch dabei seinen einzelligen Charakter einznbüßen, während die einfacher gebauten Gregarinen noch keinerlei derartige Sonderung verschiedener Körperabschnitte erkennen lassen, sondern noch eine mehr einheitliche Organisation besitzen. Von jeher hat man denn auch diese Verschiedenheit bei der systematischen Gruppierung der Gregarinen verwertet durch die Unterscheidung der Monocystidea F. St. (= Haplocyta Lank. = Acephalina Del. und Hér.) ohne Sonderung verschiedenwertiger Körperabschnitte und der Polycystidea Haeckel (= Gregarinariae + Didymophiidae F. St. = Septata Lank. = Cephalina Del. und Hér.). Diese allgemein akzeptierte Unterscheidung war um so leichter durchführbar, als, ähnlich wie dies bereits oben für die monocystiden Darmgregarinen und die monocystiden Cölomgregarinen betont wurde, Arten, die als vermittelnde Zwischenformen aufgefaßt werden könnten, nur ungenügend bekannt waren. In zusammenfassenden Darstellungen der Organisation der Gregarinen ist das Vorhandensein solcher Zwischenform meines Wissens überhaupt noch nicht hervorgehoben worden.

Betrachten wir zunächst die typischen **Monocystideen**, so finden wir dieselben meist von mehr oder weniger langgestreckter Gestalt. Die Formveränderungen infolge der Bewegungen sind bei verschiedenen Arten sehr verschieden ausgeprägt. Während z. B. Monocystis agilis recht lebhaft ist, zeigen andere Arten nur sehr träge Bewegungen und dementsprechend nur geringe Formveränderungen. Sehr häufig befindet sich dann der größte Durchmesser in der Nähe des Vorderendes, von wo aus sich die Gregarine nach hinten zn allmählich verschmälert. Das Vorderende kann dabei stumpf abgerundet sein, wie bei der keulenförmigen Urospora

saenuridis (Köll.) aus Tubifex tubifex (Müll.), oder zugespitzt, wie bei Lithocystis schneideri. Andere Monocystideen erscheinen weniger in die Länge gestreckt, oval oder infolge der stärkeren Verbreitung des Vorderendes birnförmig, wie Lankesteria ascidiae (Lank.), und die Arten der Gattung Diplocystis sind sogar völlig kugelig.

Wenn aber auch der Monocystideenkörper noch durchaus einheitlich erscheint, so finden sich doch bereits bei manchen Arten polare Differenzierungen des Endoplasmas, indem dieses am Vorderende des Tieres eine gleichmäßigere, mehr hyaline Struktur aufweist. Am besten bekannt ist dies dank der Untersuchungen Siedlecki's (1899) von Lankesteria ascidiae (Lank.) [vgl. oben S. 101—103]. Ich selbst habe eine ähnliche Differenzierung des Vorderendes auch bei Urospora saenuridis beobachtet, wo ein etwa linsenförmiger Abschnitt des Endoplasmas am Vorderende der Tiere frei von den gröberen Einschlüssen, die sonst das Endoplasma der Gregarinen so undurchsichtig machen, und daher verhältnismäßig klar erscheint — allerdings nur bei Einzeltieren. Bei den in Vorbereitung zur Konjugation paarweise vereinigten Gregarinen hat das Plasma des Vorderendes bereits Veränderungen erlitten und im Zusammenhang hiermit seine größere Durchsichtigkeit eingebüßt.

Bei anderen Monocystideen ist eine solche Differenzierung des Plasmas am Vorderende noch nicht nachweisbar und wir können ihr Auftreten daher wohl als den ersten Beginn einer Ausbildung verschiedenwertiger Körperabschnitte ansehen, wie wir solche in höchster Vollendung bei den Tricystideen finden.

Diese **Tricystideen** (vgl. hierzu namentlich Fig. 17) sind im völlig ausgebildeten, fortpflanzungsfähigen Zustande (als Sporonten) dadurch charakterisiert, daß ihr Körper in zwei scharf geschiedene Abschnitte zerfällt, von denen der vordere als Protomerit, der hintere als Deutomerit bezeichnet wird. Stets ist das Protomerit wesentlich kürzer als das Deutomerit, häufig ist daneben auch noch sein Durchmesser ein geringerer. Äußerlich ist die Grenze beider Körperabschnitte durch eine mehr oder weniger deutliche Einschnürung bezeichnet. Vor allem aber sind beide durch eine Art von quer verlaufender Scheidewand voneinander gesondert, welche von dem Ektoplasma gebildet wird und das Endoplasma von Proto- und Deutomerit völlig voneinander trennt. Auf diesem Stadium des Sporonten hat die Gregarine jedoch den Höhepunkt ihrer Differenzierung bereits überschritten, denn auf einem früheren Stadium, dem des Cephalonten, war vor dem Protomerit noch ein weiterer, dritter

Körperabschnitt vorhanden, der als Epimerit bezeichnet wird. Derselbe geht, wie wir bereits früher gesehen haben, aus dem in eine Darmepithelzelle eingedrungenen Vorderende des Sporozoiten hervor und wird bei der Umwandlung des Cephalonten zum Sporonten abgeworfen (oder eventuell rückgebildet?). In diesen beiden Merkmalen erblicke ich die wesentlichen Kennzeichen des typischen Epimerits. Riggenbach (1903) meint zwar, daß nicht immer das ganze Epimerit abgeworfen würde. „Clepsidrina (= Gregarina) z. B. verliert nur das in der Darmwand eingesenkte Knöpfchen, der übrige Teil bleibt als Anhang des Protomerits erhalten." Von einem solchen erhalten bleibenden Anhang des Protomerits ist aber sonst nichts bekannt. Bei der Mehrzahl der Arten nicht nur der Gattung Gregarina, sondern der ganzen Familie der Gregariniden besteht vielmehr ebenso wie bei Porospora, Oocephalus, Sphaerorhynchus u. a. das Epimerit nur aus einem einfachen Knöpfchen. Bei Gregarina munieri hat freilich Aimé Schneider (1876) außer diesem Knöpfchen auch noch einen Teil des äußerlich als Protomerit erscheinenden Abschnittes zum Epimerit gerechnet, da ihm derselbe durch eine ektoplasmatische Scheidewand von dem Rest des Protomerit abgegrenzt zu sein und bei der Umwandlung des Cephalonten zum Sporonten mit verloren zu gehen schien. Indessen haben Bütschli (1882) und Léger (1892) auch für diese Art den Begriff des Epimerit auf das Knöpfchen eingeschränkt. Dieses betrachtet Léger (1892) als die primitivste Form des Epimerits, aus der durch Verlängerung das oblonge Epimerit von Gregarina macrocephala (Aimé Schn.) und das noch wesentlich längere, zylindrische von Gregarina longirostris (Lég.), durch verschiedenartige Zuspitzung die Epimerite von Gregarina acuta (Lég.), Acanthospora, Pileocephalus, Didymophyes gigantea F. St., Hirmocystis ventricosa Lég. und Cnemidospora lutea Aimé Schn., durch Auftreten eines verdickten Ringwulstes das hutförmige Epimerit von Discorhynchus truncatus (Lég.) entstehen. An Stelle einer einfachen Einschnürung an der Grenze von Epi- und Protomerit findet sich bereits bei Gregarina macrocephala (Aimé Schn.) und Pileocephalus heerii (Köll.) ein verjüngter, das primitive Knöpfchen tragender und auch selbst noch dem Epimerit zugehöriger Hals. Durch Verlängerung dieses Halses entsteht das Epimerit von Stylorhynchus oblongatus (Hamm.) und durch noch wesentlich stärkere Verlängerung dasjenige von Stylorhynchus longicollis F. St., von welchem sich auch das Epimerit von Tricho-

rhynchus insignis Aimé Schn. im wesentlichen nur durch etwas andere Gestaltung des nicht mehr radiär, sondern bilateral symmetrisch gebauten endständigen Knöpfchens unterscheidet.

Für eine einheitliche Auffassung der komplizierter gestalteten Epimeritformen wäre die Kenntnis ihrer ontogenetischen Entwicklung dringend wünschenswert, die uns noch so gut wie gänzlich fehlt. Um dieselben auf Grund der zurzeit allein möglichen Vergleichung der ausgebildeten Gregarinen von dem Knöpfchen als morphologischer Grundform abzuleiten, geht man mit Léger (1892) am besten aus von einer Form wie Anthorhynchus sophiae (Aimé Schn.), bei welchem das knopfförmige Epimerit durch eine Anzahl von meridional verlaufenden scharfen Furchen, die wulstig vorspringende Rippen begrenzen, wie kanneliert erscheint. Noch sehr viel zahlreicher sind diese Furchen bei Asterophora, wo sich aber aus dem Scheitel des kannelierten Knöpfchens noch eine mehr oder weniger weit hervorspringende Spitze erhebt. Bei Stephanophora lucani (F. St.) — deren Synonym Steph. dorci Léger (1892) übrigens bei Labbé (1899) fehlt — haben sich die meridionalen Längswülste des Epimerits zu einem Kranze fingerförmiger Fortsätze aufgelöst und bei Lophocephalus insignis (Aimé Schn.) findet sich im Innern eines ähnlichen Kranzes zahlreicher fingerförmiger Fortsätze noch eine vom Ektoplasma gebildete, gekräuselte membranöse Falte. Bei Phialoides ornata (Lég.) ist eine ähnliche membranöse Falte von einem einfachen Ringwulste umgeben und von einem langen Halse getragen.

Die mit Widerhaken versehenen Epimeritformen lassen sich mit Anthorhynchus verknüpfen durch Vermittlung der von Léger (1896) entdeckten Stictospora provincialis Lég., bei der das Epimerit gleichfalls durch Furchen in meridional verlaufende Wülste geteilt erscheint, aber jeder dieser Wülste an seinem hinteren Ende in eine schräg nach hinten abstehende Spitze auslänft. Ein Schritt weiter führt dann zu Corycella armata Lég. und Ancyrophora uncinata Lég., deren knopfförmiges Epimerit 8 bzw. 12 große rückwärts gekrümmte Haken trägt, anstatt deren Ancyrophora gracilis Lég. 8 biegsame Tentakel besitzen soll. Eine ähnliche Hakenbewaffnung trägt das Epimerit auch bei den Gattungen Actinocephalus und Hoplorhynchus, doch sind bei einer Actinocephalusart (A. stelliformis Aimé Schn.) die Haken mitunter gabelig geteilt und bei der einzigen Hoplorhynchusart (H. oligacanthus [Sieb.]) findet sich ein ähnlich langer Hals wie bei Stylorhynchus longicollis F. St. Bei Menospora

polyacantha Lég. findet sich gleichfalls auf langem Halse ein Kranz sehr zahlreicher kleiner Häkchen, der eine scheitelständige saugnapfähnliche grubige Vertiefung umstellt, und bei Geniorhynchus monnieri Aimé Schn. gleicht das Epimerit im wesentlichen demjenigen von Stylorhynchus longicollis F. St., nur daß das endständige Knöpfchen mit mehreren Reihen feiner Stacheln besetzt ist. Wieder eine andere Modifikation findet sich bei Beloides Labbé (= Xiphorhynchus Lég. nec Swainson), deren knopfförmiges, mit einem Kranze von ca. 10 Widerhaken versehenes Epimerit an dasjenige von Corycella oder Actinocephalus erinnert, aber von einer aus dem Scheitel des Knopfes entspringenden Spitze überragt wird. Neuerdings fassen aber Léger und Duboscq (1902, 3) Beloides nicht mehr als selbständige Gattung auf, sondern nur als Entwicklungsstadium von Pyxiniaarten. Sie stützen sich hierbei auf den von ihnen entdeckten und bei anderen Gregarinen noch nicht beobachteten Dimorphismus der Cephalonten von Pyxinia, die zum Teil mit Hilfe eines langen rüsselartigen Fortsatzes im Epithel fixiert sind, zum Teil frei im Darmlumen leben und dann ein Epimerit besitzen in Gestalt eines „court mucron entouré d'une collerette" (vgl. oben S. 124). Inwieweit endlich die langen fadenförmigen Fortsätze, die bei Bothriopsis und Cometoides (= Pogonites Lég. nec Heine) das knopfförmige Epimerit umgeben, den Widerhaken am Epimerit von Corycella oder aber den Filamenten am Protomerit von Pterocephalus, Echinomera und Dactylophorus entsprechen, ist mit Sicherheit noch nicht zu entscheiden. Sind doch auch die letzteren früher dem Epimerit zugerechnet worden („Epimérites irréguliers" bei Léger 1892) und führt doch auch noch Riggenbach (1903) sie an, zum Beweise dafür, daß nicht immer das ganze Epimerit abgeworfen würde, denn „an Echinocephalus (= Echinomera) lösen sich sogar nur die stiletförmigen Anhänge ab, welche als eigentliche Haftorgane funktionieren". Bereits bei Besprechung der Wachstumsperiode ist jedoch gezeigt worden, daß ein typisches Epimerit, welches demjenigen anderer Polycystideen entspräche, bei den drei genannten Dactylophoridengattungen überhaupt nicht zur Ausbildung kommt, indem das in eine Darmepithelzelle eingedrungene Vorderende des Sporozoiten sich zwar anfänglich ähnlich zu entwickeln beginnt, wie das Epimerit von Pyxinia, aber alsbald eine Rückbildung erfährt. Bei dem ausgebildeten Cephalonten ist es nur noch durch eine kegelförmige Zuspitzung am Vorderende des Protomerits angedeutet und die als Haftorgane fungierenden und deshalb früher dem Epi-

merit zugerechneten fadenförmigen oder (bei Dactylophorus) fingerförmigen Anhänge stellen sekundär entstandene Differenzierungen des Protomerits dar.

Eine andersartige, aber doch bis zu einem gewissen Grade vergleichbare Differenzierung zeigt das Protomerit von Sciadiophora phalangii (Lég.), welches an das bereits erwähnte Epimerit von Stictospora erinnert. An dem Protomerit der genannten Art treten nämlich meridional verlaufende Längsfalten auf, welche bei ihrer fortschreitenden Differenzierung in der Nähe des Hinterendes des Epimerits, wo sie von Anfang an am stärksten ausgesprochen waren, sich zu stachelartigen Spitzen erheben. Diese stehen anfänglich horizontal, krümmen sich aber später hakenförmig nach hinten. Sie sind ebenso wie die Hakenbildungen an dem Epimerit anderer Arten sehr rigide und nicht formveränderlich und machen durchaus den Eindruck eines sekundären Haftapparates. Freilich besitzt Sciadiophora außerdem auch noch ein typisches Epimerit, welches sich von der knopfförmigen Grundform in charakteristischer Weise dadurch unterscheidet, daß es bei verhältnismäßiger Kürze sich nach vorne zu stark verbreitert und auf der Scheitelfläche saugnapfförmig vertieft ist.

Der **Verlust des Epimerits** (bzw. der funktionell gleichwertigen Filamente von Pterocephalus, Echinomera und Dactylophorus) und die dadurch charakterisierte Umwandlung des Cephalonten zum Sporonten ist eine conditio sine qua non der Konjugation und wird deshalb von Bütschli (1882) bereits als eine diese Konjugation vorbereitende Erscheinung betrachtet, obwohl sie häufig bereits sehr frühzeitig, lange vor Abschluß der Wachtumsperiode eintritt. Dieser Verlust erfolgt durch Abwerfen des Epimerits. Eine gegenteilige Auffassung ist nur von Frenzel (1892) vertreten worden (nicht von Bütschli, wie Riggenbach [1903] irrtümlich annimmt). Dieser will nämlich den Schwund des Epimerits zurückführen auf „eine Resorption, welche in der des Kaulquappenschwanzes ihr Analogon findet". Er stützt sich hierbei darauf, daß bei Gregarina bergi Frnz. neben „Cephalonten mit großem Epimerit und Sporonten ohne ein solches" „hin und wieder" auch „ein mittleres Exemplar" angetroffen wurde, „auf dem Protomerit mit einem ganz kurzen Stummel versehen, der nur der reduzierte Überrest des einstmals großen Epimerits sein kann. Der Verlust des Haftapparates beruht also ganz unzweideutig auf einer allmählichen Resorption desselben, die wahrscheinlich aber immerhin schnell genug vor sich geht, jedenfalls sofort nach dem Loslösen der Gregarine, um ver-

hältnismäßig nur selten zum Bemerktwerden zu gelangen". In der Tat sind denn auch seither bei typischen Tricystideen noch nie wieder Zeichen einer solchen Resorption beobachtet worden.[1]) Um so häufiger aber ist die Loslösnng des Epimerits gesehen worden, auch von Frenzel selbst, der sie jedoch ganz wie seinerzeit v. Siebold (1837) und Kölliker (1848) für pathologisch hält, im Gegensatz zu der seiner Anffassnng nach physiologischen Rückbildung durch Resorption. Diese Loslösung soll nämlich nach einer nnbestätigt gebliebenen Angabe Frenzel's (1891) „nur unter abnormeu Verhältnissen eintreten, wenn nämlich jene Gregarinen nicht mehr vom Darmsaft ihres Wirtes, sondern von einer fremdartigen Flüssigkeit, wie Wasser, Speichel etc. umspült werden, welche nicht sowohl jene Verstümmelnng, als auch den Tod der Tierchen herbeiführen". Die Loslösung des Epimerits vom Protomerit erfolgt nach Frenzel (1891), „indem aus diesem an der Ansatzstelle jenes eine große Blase hervorquillt, die das Epimerit abhebt, welches sodann nach dem Platzen der Blase verloren geht". Auch Léger nnd Duboscq (1902, 3) beobachteten bei Pyxinia, daß die Loslösung des Epimerits erfolgte, indem sich an dessen Basis eine Vakuole bildete, die allmählich an Größe zunahm und schließlich das Epimerit abhob (vgl. Fig. 11).

Die Stelle, an der früher das Epimerit gesessen hat, ist häufig am Sporonten noch so deutlich kenntlich, daß man wohl von einer „Narbe" gesprochen hat. Die von Frenzel (1892) betonte Gefahr, „daß die Gregarinen an der sich bildenden offenen Stelle am Protomerit sich gewissermaßen verbluten würden", besteht aber offenbar deshalb nicht, weil bei der Loslösung des Epimerits das Endoplasma nicht freigelegt wird. Es ist hierfür offenbar von Bedentung, daß das Epimerit häufig ausschließlich ans Ektoplasma besteht (vgl. z. B. Berndt's Abbildungen von Gregarina in diesem Archiv, Bd. I, Taf. 11, Fig. 2—8; Taf. 12, Fig. 32—37 und Taf. 13, Fig. 60—61), so daß also die Trennung zwischen Epi- und Protomerit innerhalb der Ektoplasmaschicht erfolgt. In anderen Fällen scheint freilich sich auch noch etwas Endoplasma im Inneren des Epimerits zu finden. Dann aber ist anscheinend stets zwischen Epi- und Protomerit eine ähnliche ektoplasmatische Scheidewand vorhanden wie zwischen Proto- und Deutomerit und nach dem Verlust des Epi-

[1]) Zusatz bei der Korrektur: Vgl. jedoch hierzu die vorstehende Arbeit von Paehler (S. 85), derzufolge bei Gregarina ovata das Epimerit nicht abgeworfen, sondern rückgebildet wird, sich in dieser Beziehung also ähnlich verhält wie das rudimentäre Epimerit von Pterocephalus bez. wie das weiter unten (S. 158) besprochene primitive Epimerit von Schaudinnella.

merits geht aus dieser früheren Scheidewand der Ektoplasmaüberzug der Scheitelfläche des Sporonten hervor (vgl. oben Fig. 17).

Die der bisherigen Schilderung zugrunde liegenden Tricystideen finden sich fast ausschließlich bei Arthropoden als Darmparasiten und zwar vor allem bei Myriapoden und Insekten, in geringerer Zahl auch bei Crustaceen (Porospora gigantea Ben., Didymophyes longissima [Sieb.] und Gregarina [?] balani Köll.; bei anderen Arten ist das Stadium des Cephalonten noch unbekannt) und Arachnoideen (z. B. die eigenartige Sciadiophora); außerdem noch in Salpen (Gregarina [?] flava Roboz und salpae Frnz.) und Anneliden (Sycia inopinata Lég. 1892 aus Andounia, möglicherweise identisch mit Ulivina elliptica Mingazzini 1891). Möglicherweise schließen sich dann an diese Gregarinen noch zwei weitere Arten an, die aber beide nur ungenügend bekannt sind. Die eine derselben hat Bolsius (1895) in den Darmblindsäcken von Glossiphonia complanata (L.) gefunden. Ihr Körper läßt nach Labbé (1899) Proto- und Deutomerit erkennen, während ein Epimerit noch nicht beobachtet wurde. Castle (1900), der dieselbe Gregarine in einem anderen Rüsselegel (Glossiphonia elongata Castle) wiederfand, führt nur an, daß er sie stets an der Wandung der Darmblindsäcke fixiert gefunden habe. Ob Gregarinencysten, die bei anderen Rüsselegelarten im Parenchym gefunden wurden, derselben oder auch nur einer ähnlichen Art angehören, bleibt noch zweifelhaft.

Kaum minder zweifelhaft ist bisher, ob wir die von Stuart (1871), Frenzel (1885) und Mingazzini (1891, 1) bei Pterotrachea gefundene Gregarine den Tricystideen zuzählen dürfen. Nach Frenzel und Mingazzini soll sie identisch sein mit einer polycystiden Darmgregarine von Phronima, die Claus (1879) zuerst gesehen hat und die Labbé (1899) unter dem Namen Gregarina clausi Frnz. als besondere Art anführt, obwohl dieser Name synonym zu dem älteren Zygocystis pterotracheae Stuart ist. Der Körper soll wie bei typischen Tricystideen in Proto- und Deutomerit gegliedert sein, ein Epimerit ist freilich bisher noch nicht beobachtet. Die Tiere sollen aus dem Darm ihres Wirtes in dessen Gewebe auswandern, z. B. in die Flosse der Pterotrachea, und sich dort einzeln encystieren, ohne wesentliche Veränderungen zu erleiden. Es würde sich also hiernach um ein Ruhestadium handeln, welches innerhalb der Polycystideen gänzlich ohne Analogie dasteht und dessen spätere Schicksale gänzlich unbekannt sind.

Bei einer ganzen Reihe anderer polycystiden Gregarinen ist

aber sicher die Sonderung des Körpers in verschiedenwertige Abschnitte noch nicht so weit gediehen wie bei den Tricystideen. Bei Arten mit Proto- und Deutomerit kann ein wohlcharakterisierter Epimerit fehlen (Stenophora) oder es kann ein Epimerit vorhanden sein, aber die Sonderung des übrigen Körpers in Proto- und Deutomerit fehlen (Pseudomonocystideen). Diese beiden Fälle sind augenscheinlich verschieden zu beurteilen, obwohl beiden die Ausbildnng zweier verschiedener Körperabschnitte gemeinsam ist und daher auch in beiden die Bezeichnung **Dicystideen** angewandt worden ist.

Das Fehlen eines typischen Epimerits bei Stenophora steht in Einklang und wohl auch in ursächlichem Zusammenhang mit dem völlig intrazellnlären Wohnsitz dieser Gregarinen. Wurde doch auch die Gregarine aus Polyxenus lagurus DE GEER, bei der LÉGER und DUBOSQ (1902, 3) zuerst diesen intrazellulären Wohnsitz beobachteten und die sie später eben dieses Wohnsitzes wegen als eine Stenophora ansehen, als „une Dicystidée très speciale" bezeichnet. Immerhin sind wenigstens bei einem Teil der Stenophoraarten, wie dies bereits früher (vgl. S. 137) betont wurde, Bildungen beobachtet worden, die einen Vergleich mit einem Epimerit nahelegen. Anscheinend haben wir die Stenophoraarten, die in ihrem Vorkommen auf Diplopoden beschränkt sind und für die LÉGER nnd DUBOSQ (1903, 2) die besondere Familie der Stenophoriden gebildet haben, als Tricystideen aufznfassen, deren Epimerit infolge der intrazellulären Lebensweise rückgebildet ist, ähnlich etwa wie das Epimerit von Pterocephalns und verwandten Formen infolge der Ansbildung anderer Haftapparate rückgebildet wird.

Auch die Gregarinen mit fehlender Sonderung von Proto- und Deutomerit, welche wegen der Ähnlichkeit ihres Sporontenzustandes mit Monocystideen als **Pseudomonocystideen** bezeichnet werden, sind gegen die Tricystideen nicht scharf abzugrenzen, da bei Hirmocystis polymorpha LÉG. aus den Larven von Limnobia und bei Gregarina podurae (LÉG.) nach LÉGER (1892) infolge individneller Variation eine Sonderung von Proto- nnd Deutomerit, wie sie bei anderen Arten der beiden Gattungen Hirmocystis und Gregarina stets zu konstatieren ist, bald vorhanden sein, bald fehlen soll.

Noch nicht ganz aufgeklärt erscheint die Gestaltung von Gamocystis (eine Art ans Ectobia lapponica L., eine andere aus Ephemeridenlarven bekannt) und von Sphaerocystis simplex LÉG. ans dem Darm einer Käferlarve (Cyphon). Diese Gregarinen

sollen wie die typischen Pseudomonocystideen nur zwei Körperabschnitte besitzen, von denen der vordere hinfällig ist. Aber dieser vordere, von Labbé (1899) nicht als Epi-, sondern als Protomerit angesehene Körperabschnitt soll nach den allein vorliegenden älteren Angaben nur während des durch die neuere Forschung zweifelhaft gewordenen völlig intrazellulären Sitzes der Gregarine nachweisbar sein und soll ferner im Gegensatz zu dem typischen Epimerit anderer Gregarinen nicht abgeworfen, sondern allmählich resorbiert werden (vgl. Léger 1892).

Bei anderen Gregarinen finden wir dagegen ein typisches Epimerit, welches morphologisch sowohl wie nach seiner Fnnktion dnrchaus dem Epimerit der Tricystideen entspricht, nach dessen Verlust jedoch die Gregarine keine weitere Sonderung in verschiedene Körperabschnitte mehr erkennen läßt. Solche Formen scheinen namentlich bei Anneliden weit verbreitet zu sein. Unter den Insekten finden sich diese typischen Pseudomonocystideen fast ausschließlich bei den Dipteren. Nur bei Campodea ist von Léger (1896, 3) noch eine, von Labbé (1899) nicht angeführte Art gefunden worden, welche anscheinend derselben Gattung Schneideria angehört, deren beide besser bekannte Arten in den Larven von Bibio und Sciara schmarotzen. Diese Schneideria arten sowohl wie die beiden einzigen Pseudomonocystideen aus Myriapoden (Gattung Rhopalonia Lég.) besitzen noch recht kompliziert gestaltete Epimerite, welche durch meriodonal verlaufende Rippen an das Epimerit von Anthorhynchus erinnern (bei Schneideria) oder durch fingerförmige Fortsätze an dasjenige von Stephanophora (bei Rhopalonia).

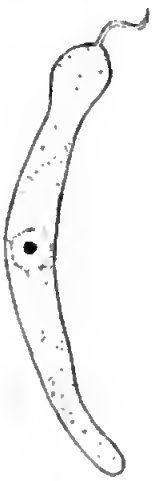


Fig. 26. Stylocystis praecox Lég. aus der Larve von Tanypus spec. Nach Léger (1899, 2). Vergr. 125 : 1.

Sehr viel einfacher gestaltet ist dagegen bereits das Epimerit von Stylocystis praecox Lég., welches nnr in einem schlanken, hyalinen, offenbar rein ektoplasmatischen Fortsatz besteht, der von dem Scheitel des im übrigen keinerlei Gliederung erkennen lassenden Körpers entspringt (vgl. Fig. 26). Trotz dieser geringen Differenzierung handelt es sich aber noch um einen typischen Epimerit, d. h. durch sein Eindringen in das Darmepithel des Wirtes (Larven von Tanypus spec.) dient er als Fixations-, vielleicht daneben auch noch als Ernährungsorgan, später aber wird er abgeworfen und die nun monocystideen-ähnliche Gregarine lebt frei im Darmlumen weiter.

Von einem derartigen einfachen Fortsatz dürfte vielleicht auch das gabelförmige Epimerit abzuleiten sein, welches nach Labbé (1899) die einzige bisher bei Crustaceen gefundene Pseudomonocystidee, die im Darmkanal von Balaniden schmarotzende Nematoides fusiformis Ming., besitzt.

Noch weniger differenziert erscheint das Epimerit bei den **Pseudomonocystideen der Anneliden,** welche augenscheinlich die primitivsten Polycystideen vorstellen nnd den Übergang zu den Monocystideen vermitteln. Von ihnen schließen sich hinsichtlich der Ausbildung des Epimerits die Arten der Gattung Doliocystis Léger sowie eine von Porter (1897) in Rhyncobolns americanns (Leidy) gefundene Gregarine noch verhältnismäßig am nächsten an Stylocystis an. Bei der von Crawley (1903, 1) mit zweifelhaftem Rechte der Gattung Doliocystis eingereihten Gregarine aus Rhyncobolus ist freilich eine kleine, etwa linsenförmige Partie des Endoplasmas nicht nur durch dichtere Struktur

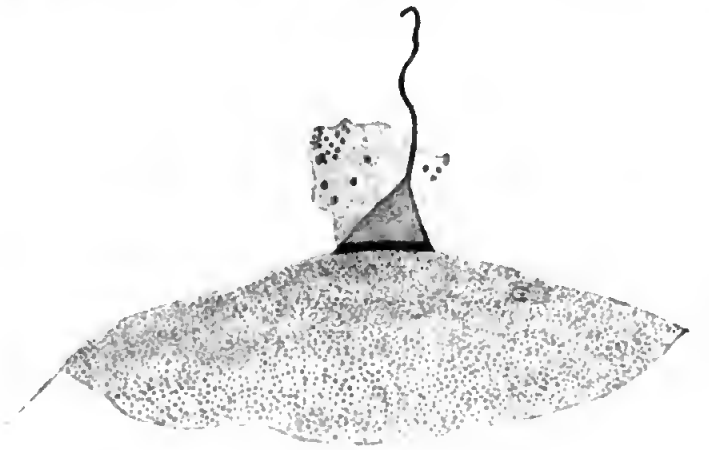


Fig. 27.

Fig. 28.

Fig. 27. Vorderende einer Darmgregarine aus Rhyncobolus americanus. Nach Porter (1897, 1). Vergr. 1100 : 1.

Fig. 28. Vorderende derselben Gregarine nach Verlust des Epimerits. Längsschnitt. Nach Porter (1897, 1). Vergr. 1100 : 1.

ausgezeichnet, sondern nach Porter auch gegen das übrige Endoplasma scharf abgegrenzt. Wir haben also in dieser Gregarine anscheinend die primitivste bisher bekannt gewordene Tricystidee zu

erblicken. Wenn ich sie hier unter den Pseudomonocystideen anführe, so geschieht dies vor allem mit Rücksicht auf das trotz seiner schwächeren Entwicklung an die Verhältnisse bei Stylocystis erinnernde Epimerit, das durch ein biegsames Filament dargestellt wird (vgl. Fig. 27, wo der konisch verbreiterte Basalabschnitt des Epimerits anscheinend noch von Resten des Wirtsgewebes umschlossen ist). Nach Verlust dieses Epimerits läßt der Scheitel der Gregarine eine grubige Vertiefung erkennen, an deren Rande das Epicyt verdickt erscheint (vgl. Fig. 28). Crawley (1903, 1) will trotzdem die Angaben Porter's dahin korrigieren, daß er den protomeritähnlichen linsenförmigen Körperschnitt noch mit zum Epimerit rechnet, ohne daß jedoch seine diesbezügliche Motivierung sehr stichhaltig erschiene.

Die primitivste, am wenigsten differenzierte Epimeritform besitzt aber wohl unzweifelhaft die von Nusbaum (1903) entdeckte Schaudinnella henleae, die sich mit dem knopfartig anschwellenden Vorderende in einer Darmepithelzelle fixiert, während den älteren frei im Darm gefundenen Stadien ein solches Knöpfchen fehlt. Nur bei einer Minderzahl der frei im Darmlumen liegenden Individuen wurde noch eine knopfförmige Verdickung des Vorderendes beobachtet, die jedoch kleiner war als bei den an die Darmwand angehefteten Individuen. Wir werden also hieraus im Verein mit der geringen Differenzierung des Epimerits schließen dürfen, daß dieses nicht abgeworfen, sondern rückgebildet wird und also auch hierdurch sich als primitiver erweist, wie die hochdifferenzierten Epimeritformen, die wir bei den meisten Darmgregarinen der Arthropoden finden.

Ein Epimerit von ähnlich niedrigem Differenzierungsgrad scheint auch das „kommaförmige Selenidium" aus Cirratulus cirratus zu besitzen, dessen Entwicklung bereits früher besprochen wurde (vgl. S. 142f., Fig. 23—24). In seiner Form erinnert es zwar an das Epimerit mancher Arten der Gattung Gregarina, es ist jedoch anscheinend von dem übrigen Körper des Tieres weniger abgesetzt und erscheint somit ursprünglicher. Bei anderen Arten der Gattung Selenidium sind solche hinfälligen Epimerite noch nicht sicher festgestellt worden. Caullery und Mesnil (1899, 1) scheinen jedoch anzunehmen, daß alle von ihnen in dieser Gattung vereinigten Formen zu den Pseudomonocystideen gehören. Sie bezeichnen dieselben wenigstens als „Grégarines qu'il faut rattacher aussi (d. h. wie Doliocystis) aux Dicystidées". Es sind Gregarinen, die durch ihre langgestreckte Form und die Art ihrer lebhaft schlängelnden

Bewegungen an Nematoden erinnern und früher auch vielfach für Nematodenlarven gehalten worden sind. Typus der von Labbé (1899) nicht angeführten Gattung ist Selenidium pendula Giard (1884) aus dem Darm von Nerine cirratulus (nicht aus der Leibeshöhle dieses Polychäten, wie Giard annahm, vgl. Caullery und Mesnil [1899. 2]). Von verschiedenen Autoren, namentlich von Caullery und Mesnil, sind eine ganze Reihe verschiedener solcher Selenidien beobachtet, aber meist nur in den freibeweglichen Stadien, die eine Sonderung des Körpers in verschiedene Abschnitte nicht erkennen lassen. Nur bei einer zweiten Art ist eine solche noch konstatiert worden, bei dem gleichfalls bereits früher besprochenen „semikolonförmigen Selenidium" aus Cirratulus cirratus. Auch bei diesem sehen Caullery und Mesnil (1899, 2) den vorderen Körperabschnitt, der dem Punkt des Semikolons entspricht, als Epimerit an, da derselbe in das Darmepithel eingesenkt ist und insofern einem typischen Epimerit vergleichbar erscheint, trotzdem er sich von einem solchen in prinzipieller Weise dadurch unterscheidet, daß er nicht hinfällig ist. In Rücksicht hieranf scheint es sich, da auch ein Vergleich mit dem Protomerit der Tricystideen nicht ohne weiteres möglich ist, in gewissem Sinne um eine Bildung sui generis zu handeln, ähnlich wie bei den eigentümlichen seitlichen Fortsätzen am Vorderende, die der im Darm von Capitella capitata (O. Fabr.) schmarotzenden Ancora sagittata (Leuck.) ihre Ähnlichkeit mit einem Pfeil oder einem Anker verleihen und daher auch ihren Namen verschafft haben.

Solche Differenzierungen sprechen für eine gewisse Plastizität der Formen und scheinen daher geeignet, die Bedeutung, welche die Darmgregarinen der Anneliden für die Stammesgeschichte der Gregarinen offenbar haben, zu verstärken. Das Verständnis der Gliederung des Polycystideenkörpers wird voraussichtlich vor allem durch bessere Erforschung dieser leider noch so wenig bekannten Darmgregarinen der Anneliden gefördert werden können.

2. Der Kern der Gregarinen.

Der Kern der Gregarinen ist wie bei Coccidien und Hämosporidien und abweichend von manchen anderen Protozoen stets in der Einzahl vorhanden. Seine Vermehrung bezeichnet stets den Beginn der Fortpflanzung und ist stets auch von Teilungen des Protoplasmakörpers gefolgt. Bei Polycystideen liegt er fast stets im Deutomerit. Im Protomerit ist er bei ausgebildeten Gregarinen

nur vereinzelt gefunden worden: von Schneider (1892) bei Pileocephalus chinensis Aimé Schn. und von Léger (1892) bei einigen anderen Arten, namentlich bei Hirmocystis ventricosa Léger und einer nicht namhaft gemachten Acanthosporide aus den Larven von Hydrous. Auch bei diesen Arten tritt jedoch eine solche Lage des Kernes nur als Abnormität auf. Möglich, daß sie zusammenhängt mit einer Entwicklung der genannten Gregarinen, die der oben besprochenen Entwicklung von Stylorhynchus longicollis F. St. ähnlich ist. In diesem Falle würde sich die abweichende Lage des Kernes also als eine Entwicklungshemmung darstellen. Hat doch auch Schneider (1885, 2), wie bereits früher erwähnt wurde, dieselbe Lage des Kernes bei jungen Exemplaren von Pileocephalus chinensis anscheinend regelmäßig gefunden.

Der Kern ist typisch bläschenförmig. Seine Form ist meist kugelig, seltener ellipsoidisch oder eiförmig. Er besitzt eine deutliche Membran, die nach Siedlecki (1899) „gleichsam wie aus einem sehr dichten Flechtwerk von stark gefärbten Fibrillen gebildet" erscheint. Sein feinerer Bau weist jedoch bei verschiedenen Arten nicht unwesentliche Verschiedenheiten auf. Häufig ist der größte Teil des Chromatins in einem einzigen großen Binnenkörper vereinigt, der annähernd zentral liegen kann (z. B. bei Monocystis agilis F. St. aus den Samentaschen des Regenwurms), meist aber sich der Oberfläche des Kernes stark nähert (vgl. Fig. 30). Die neben diesem Binnenkörper, wie ich das Gebilde vorläufig noch nennen will, noch vorhandenen kleinen Chromatinkörnchen dürften in der Regel eine netzförmige Anordnung erkennen lassen, wie dies z. B. bei Monocystis agilis und Lankesteria ascidiae der Fall ist, und diese Anordnung ist dann als Folge des alveolären Baues des Kernes aufzufassen. Vielfach aber bietet die Kernstruktur ein komplizierteres Bild, indem nicht nur ein einziger Binnenkörper, sondern deren mehrere vorhanden sind. Häufig, aber nicht immer sind diese Binnenkörper dann zu einem mehr oder weniger dicht gedrängten Haufen zusammengedrängt (vgl. z. B. Fig. 16i u. 19c). Wohl stets sind dieselben von verschiedener Größe und häufig zeichnet sich einer von ihnen durch eine so deutlich hervortretende beträchtlichere Größe aus, daß er bis zu einem gewissen Grade allein dem einzigen Binnenkörper in den einfacher gebauten Kernen verglichen werden kann.

Was nun die Organisation dieser Binnenkörper anbetrifft, so ist besonders auffällig der Einschluß von Vakuolen, die in größeren

Binnenkörpern nie zu fehlen scheinen. Sie sind bei verschiedenen Arten verschieden zahlreich und verschieden groß. Bei Diplocystis major Cuénot fanden Léger und Dubosq (1902, 3) in der Regel eine von den zahlreichen Vakuolen ganz besonders groß und zwar war dieselbe dann immer nach der Mitte des ganzen Kernes zu gewandt (vgl. Fig. 29). Andererseits beobachtete Montgomery (1899) bei Gregarinen aus Nemertinen das Auftreten von Vakuolen zuerst an dem der Kernoberfläche genäherten Pole und gelangte dadurch zu der Auffassung, daß der Vakuoleninhalt aus dem den Kern umgebenden Plasma aufgenommen sei. Diesen Vakuoleninhalt bezeichnet Montgomery als strukturlose Flüssigkeit. Prowazek (1902) sieht ihn als „zähgide" an. Es sei übrigens daran erinnert, daß ähnliche Vakuolen auch in dem Karyosom von Coccidien, z. B. bei Eimeria schubergi (Schaud.), und in dem Binnenkörper des Kernes von Rhizopoden, z. B. bei Trichosphaerium sieboldi Schn., vorhanden sind.

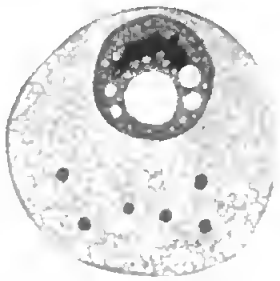


Fig. 29. Kern einer ausgebildeten Diplospora major Cuénot. Nach Léger u. Dubosq (1902, 3).

Bei Diplocystis major färbt sich nach Léger und Dubosq (1902, 3) ein die größte Vakuole kalottenartig überlagernder Teil im Innern des Binnenkörpers sehr viel dunkler mit Kernfarbstoffen als der Rest desselben. Umgekehrt fand Siedlecki (1899), daß der Binnenkörper von Lankesteria ascidiae ähnlich dem Karyosom von Encoccidium aus zwei scharf voneinander gesonderten Teilen besteht, nämlich einer Außenschicht, die sich stark mit allen Chromatinfarbstoffen färbt, sehr dicht ist und nur selten einige vakuolenartigen Räume enthält, und einem inneren Kern, dessen granulierte Substanz eine größere Neigung zeigt, sich mit Plasmafarbstoffen zu färben. Über das Verhalten der Binnenkörper gegenüber verschiedenen Farbstoffen hat aber namentlich Montgomery (1899) nähere Angaben gemacht. Bei Färbung einer Darmgregarine aus Linens gesserensis mit einer wässerigen Methylenblaulösung und Nachfärbung mit Brasilin ergaben sich Verschiedenheiten, die darauf hinzudeuten scheinen, daß die Substanz der Binnenkörper (abgesehen natürlich von den Vakuolen) in kleineren Binnenkörpern homogen ist, während in größeren eine chemische Umwandlung Platz greift. Wenigstens färbten sich in einem Kern mit zwei kleinen Binnenkörpern, von denen nur einer eine einzige kleine Vakuole enthielt, beide Binnenkörper gleichmäßig blaugrün. Bei anderen Kernen dagegen, welche

größere Binnenkörper enthielten, färbte sich nur der Pol dieser Binnenkörper, welcher die Vakuolen enthielt, blaugrün, der entgegengesetzte Pol, in welchem keine Vakuolen sichtbar waren, dagegen blaß-fleischfarben. Die Vakuolen selbst blieben ungefärbt. Auch bei einer mit Chromessigsäure fixierten und nicht gefärbten Gregarine zeigte sich eine von Montgomery als ähnlich angesehene Differenzierung, indem die beiden verhältnismäßig großen, aber trotzdem noch vakuolenfreien Binnenkörper des Kernes an ihren der Oberfläche des Kernes genäherten Polen dunkler imprägniert waren als an den entgegengesetzten Polen. Ob es sich hier nicht aber vielleicht nur um verschiedene Tiefenwirkung der Konservierungsflüssigkeit handelt? Bei der Cölomgregarine einer anderen Nemertine (Carinella annulata) wandte Montgomery eine andere Doppelfärbung (mit Hämatoxylin und Alaunkarmin) an und erzielte hierbei gleichfalls verschiedene Färbungen. Wiederum färbten sich nur die größeren Binnenkörper different, zum Teil dunkelblau, zum Teil dagegen purpurn oder rötlich, und zwar färbte sich in der Regel die Mitte des Binnenkörpers mit Hämatoxylin, seine Oberfläche dagegen mit Alaunkarmin. Einmal waren nur zwei entgegengesetzte Pole rötlich, der dazwischen gelegene größte Teil des Binnenkörpers dagegen blau. Binnenkörper von mittlerer Größe färbten sich stets durchweg blau, noch kleinere Binnenkörper dagegen meist rot, mitunter freilich auch blau. Mit Ehrlich-Biondi's Gemisch färbten sich die Binnenkörper bei beiden Gregarinen gelblich-braun bis bräunlich-rot und mit dem sehr ähnlichen Triazidgemisch von Ehrlich hat Prowazek (1902) bei den Binnenkörpern von Monocystis agilis gleichfalls Rotfärbung erzielt, während die Kerne der Sporozoiten sich bläulichgrün färbten. Prowazek betont aber selbst mit vollem Recht, daß sich diese Erscheinung farbenanalytisch derzeit noch nicht auswerten läßt, und das gleiche gilt natürlich auch für die vorstehend wiedergegebenen Beobachtungen Montgomery's.

Die Bedeutung dieses Binnenkörpers ist noch nicht genügend aufgeklärt. Er teilt freilich in dieser Beziehung nur das Schicksal der Binnenkörper, Nukleolen usw. bei anderen Protozoen und bei Metazoenzellen. Da er vielfach, ähnlich dem Keimfleck der Metazoeneier, fast alles Chromatin des Kernes gleichsam in sich aufgesogen hat, so stellt er ein Karyosom im Sinne von Wilson und Calkins (1901 u. 1903) dar bzw. einen Pseudonukleolus im Sinne Waldeyers. Wir werden uns aber nicht verhehlen dürfen, daß die Begriffe Karyosom bzw. Pseudonukleolus noch ebensowenig einheitlich sind wie der alte Begriff Nukleolus. Speziell muß es noch zweifelhaft erscheinen, ob

das Karyosom der Gregarinen dem besser bekannten Karyosom der Coccidien direkt homologisiert werden darf. Letzteres spielt bekanntlich eine sehr wichtige Rolle bei der zur Schizogonie führenden Kernteilung. Auch bei einigen Gregarinen ist zwar eine der Schizogonie der Coccidien vergleichbare ungeschlechtliche Vermehrung beobachtet worden, aber die Details der Kernteilnng bei derselben sind noch unbekannt, so daß zu einem näheren Vergleich mit den Coccidien das tatsächliche Material fehlt. Die im Zusammenhange mit der Fortpflanzung der Gregarinen zu besprechenden Schicksale, welche das Karyosom der Gregarinen bei jenen Kernveränderungen erleidet, die der Bildung der (bisher meist als Sporoblasten bezeichneten) Gameten vorausgehen, erscheinen dagegen für einen Vergleich mit dem Karyosom der Coccidien weniger wichtig, da auch bei verschiedenen Coccidienarten das Schicksal des Karyosoms bei den entsprechenden Entwicklungsvorgängen (Chromatinreduktion in den Gametocyten und Mikrogametenbildung) ein recht verschiedenes ist. Immerhin kann als übereinstimmend hervorgehoben werden, daß, wie bei der Mehrzahl der daranfhin untersuchten Coccidien, so auch bei den Gregarinen bei der Chromatinreduktion in den Gametocyten das Karyosom zngrunde geht.

Mehrfach ist auch die Ähnlichkeit des Karyosoms der Gregarinen mit den Binnenkörpern in den Kernen von Rhizopoden und Flagellaten betont worden, namentlich von Calkins (1901 u. 1903), Gruber (1884) und Rhumbler (1893) und in der Tat kann diese Ähnlichkeit äußerlich sehr groß sein. Trotzdem werden wir uns noch vor weitergehenden Vergleichen und Verallgemeinerungen zu hüten haben, solange solche Vergleiche sich vorwiegend auf das Verhalten während des Ruhezustandes stützen (vgl. hierzu auch Prowazek 1903).

Wo bei Gregarinen mehrere Binnenkörper in einem Kern vorhanden sind, scheinen dieselben aus einem ursprünglich einheitlichen Karyosom hervorgegangen zu sein. Wenigstens finden wir allgemein, daß junge Gregarinen nur einen einzigen Binnenkörper (Karyosom) besitzen und daß die bei erwachsenen Gregarinen häufig zu beobachtende Mehrzahl derselben erst im Laufe der Wachstumsperiode sich herausbildet. Die Art, wie dies geschieht, ist noch nicht einwandfrei dargelegt. Rhumbler (1893), der die Binnenkörper der Gregarinen und anderer Protozoen ebenso wie die der Metazoenzellen in einer, wie mir scheint, vorzeitigen Verallgemeinerung als nicht organisiert und durch Znsammenfließen anfänglich leicht flüssiger, dann zähflüssiger und schließlich erstarrender Massen entstanden betrachtet, muß dementsprechend auch die in der Mehrzahl

vorhandenen Binnenkörper als unabhängig voneinander an verschiedenen Stellen des Kernes entstanden ansehen. Meist wird dagegen angenommen, daß die in Mehrzahl vorhandenen Binnenkörper aus dem ursprünglich allein vorhanden gewesenen hervorgegangen sind. Marshall (1893) nahm an, daß im Innern des ursprünglich einzigen, später auch im Innern mehrerer besonders großer Binnenkörper („Formationsnukleoli") neue Nukleoli gebildet würden, die dann aus dem Formationsnukleolus heraustreten, eine Annahme, die keine Bestätigung gefunden hat und auch von vornherein wenig wahrscheinlich erscheinen muß. Léger und Duboscq (1902, 3) dagegen glauben, daß das Karyosom durch eine Art Knospung Teile von sich abschnürt und hierdurch die Zahl der Binnenkörper vermehrt wird. Für die Richtigkeit dieser Auffassung scheinen namentlich die Beobachtungen an Pterocephalus zu sprechen, wo bei der ganz besonders starken Zunahme der Zahl der Binnenkörper der ursprünglich allein vorhanden gewesene zwar noch lange durch seine viel beträchtlichere Größe kenntlich bleibt, aber später eine nicht nur relative, sondern auch absolute erhebliche Verkleinerung erfährt (vgl. Fig. 30). Immerhin scheinen auch Léger und Duboscq den Knospungsvorgang nicht direkt beobachtet, sondern nur durch Vergleich verschiedener Stadien erschlossen zu haben. Bei Siedlecki (1899) findet sich nur die kurze Notiz, daß bei Lankesteria ascidiae, die in der Regel nur ein einheitliches Karyosom besitzt, ebenso wie bei Eucoccidium dieses Karyosom „zuweilen in einige Teile auf dem Wege der Knospung" zerfällt.

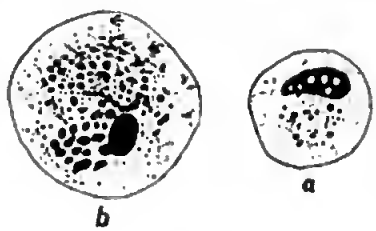


Fig. 30.

Kerne zweier verschieden weit entwickelter Exemplare von Pterocephalus nobilis Aimé Schn. Nach Léger und Duboscq (1902, 3). Vergr. 1400 : 1.

Kerne noch jüngerer Entwicklungsstadien siehe in Fig. 15.

Bereits bei Besprechung der Sporozoiten wurde angeführt, daß Léger und Duboscq (1902, 3) glauben, daß das Karyosom bereits in den Sporozoiten präformiert sei. Sollte sich dies bestätigen, so würde hier ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Coccidien vorliegen. Nach Berndt (1902) soll jedoch bei Gregarina cuneata F. St. aus der Larve von Tenebrio molitor das Karyosom ganz wie bei den Coccidien in jungen Tieren noch nicht vorhanden sein, sondern sich erst während des Wachstums der Gregarine bilden, indem vorher im Kern zerstreut gewesene

Chromatinkörnchen sich zu einem dichtgefügten runden Gebilde aneinanderschließen.

Schließlich noch einige Worte über den „geflammten Kern" von Wolters. Wolters (1891) beobachtete nämlich einmal bei einer ziemlich ausgewachsenen Monocystis agilis, daß die Kernmembran geschwunden war und die Substanz des Kernes sich strahlig in das Protoplasma fortsetzte. Aus neuerer Zeit liegen nur zwei Angaben über solche „geflammte Kerne" vor. Berndt (1902) beobachtete dieselben nur bei konjugierten und meist auch bereits encystierten Gregarinen, vor der Auflösung des Sporontenkernes, die der Bildung der Gameten voraus geht. Drzewecki (1903), der die „geflammten Kerne" wie Wolters bei den Gregarinen des Regenwurms beobachtete, geht nicht näher auf sie ein, faßt sie aber als „Fortpflanzungsstadium" auf.

Darauf, daß nach Drzewecki (1903) bei den Gregarinen des Regenwurms während der Wachstumsperiode der Kern spurlos verschwinden und nach dieser Auflösung wieder neugebildet werden soll, wurde bereits bei Besprechung der Wachstumsperiode hingewiesen.

3. Ekto- und Endoplasma und ihre Differenzierungen.

Im Gegensatz zu den Coccidien, bei denen die Oberfläche des Zellkörpers nicht von einer besonders differenzierten Plasmaschicht gebildet wird (vgl. z. B. Schaudinn 1900), ist bei den Gregarinen in der Regel eine deutliche Scheidung von Ekto- und Endoplasma ausgeprägt. Ja, die Differenzierung des Plasmas geht sogar noch weiter, indem am Ektoplasma sich vier verschiedene Schichten unterscheiden lassen, die freilich nicht immer sämtlich deutlich ausgebildet sind. Es sind von außen nach innen gerechnet 1. das Epicyt oder die Kutikula, 2. die besonders von Schewiakoff (1894) näher untersuchte Gallertschicht, 3. das Sarkocyt oder Ektoplasma s. str., endlich 4. das Myocyt, eine zwischen dem eigentlichen Ektoplasma und dem Endoplasma gelegene Schicht von Muskelfibrillen (Myonemen).

Die Mächtigkeit des Ektoplasmas ist nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch an verschiedenen Körperstellen ein und derselben Gregarine verschieden und zwar bestehen in dieser Beziehung bemerkenswerte Verschiedenheiten zwischen Epicyt und Sarkocyt. In der Regel ist das Epicyt am Vorderende der Gregarine am mächtigsten ausgebildet und am Hinterende am dünnsten, während das Sarkocyt sich umgekehrt verhält. Besonders leicht ist dies

nach Léger (1892) bei Amphorella polydesmi Lég. zu erkennen. Bei den Monocystideen der Regenwürmer, deren Epicyt sehr dünn ist, tritt wenigstens die größere Mächtigkeit des Sarkocyts am Vorderende deutlich hervor.

Von strukturellen Eigentümlichkeiten fiel bereits früh eine bei manchen Arten sehr deutliche Längsstreifung des **Epicyts** auf. Schien dieselbe nach älteren Angaben nur bei einer beschränkten Zahl von Arten nachweisbar zu sein, so konnte Léger (1892) sie doch bereits bei allen überhaupt von ihm untersuchten Arten, Monocystideen wie Polycystideen, nachweisen. Derselbe hält daher eine oberflächliche Längsstreifung für eine gemeinsame Eigentümlichkeit sämtlicher Gregarinen, betont aber doch gleichzeitig, daß diese Längsstreifung bei verschiedenen Arten in recht verschiedener Form auftritt.

Meist handelt es sich um feine, äußerst dicht stehende und annähernd parallele Linien, welche in meridionaler Richtung vom Vorderende zum Hinterende der Gregarine verlaufen. Bereits Bütschli (1882) erkannte bei den Gregarinen der Larve von Tenebrio molitor L. die Streifung als tatsächlich dem Epicyt angehörig, denn „die Streifen traten (bei Betrachtung optischer Querschnitte) schwach über die äußere Fläche der Kutikula hervor und es scheint sogar, daß dieselben sich durch die Dicke der Kutikula fortsetzen, da dieselbe im Querschnitt zart radiär gestrichelt erscheint." Etwas weiter ist dann Schewiakoff (1894) in diese Strukturverhältnisse eingedrungen bei seinen Untersuchungen an Gregarina munieri Aimé Schn. (aus Chrysomela haemoptera L.). Auf sehr dünnen Querschnitten konnte nämlich Schewiakoff „ganz schmale porenartige Kanäle beobachten, welche die Kutikula ihrer ganzen Dicke nach durchsetzten und in die darunter liegende Gallertschicht führten", die jedoch nicht wirklich feine Poren darstellen können, da sie bei anderen Schnittrichtungen als solche nicht nachweisbar waren, sondern vielmehr die Querschnitte längs verlaufender, der vorerwähnten feinen Streifung des Epicyts entsprechender, enger Spalten darstellen. (Vgl. auch Lang 1901 und Doflein 1901, wo Abbildungen Schewiakoff's reproduziert sind.) Die dichte Aneinanderlagerung dieser Spalten wird dadurch veranschaulicht, daß Schewiakoff ihre Zahl bei Gregarina munieri „nach einer annähernd genauen Berechnung" auf ca. 500 schätzt.

Durch diese Feststellungen Schewiakoff's finden auch die Beobachtungen von Aimé Schneider und Léger (1892), daß bei manchen Gregarinen, z. B. bei Lophorhynchus, das Epicyt sich leicht in

ebensoviele schmale Lamellen oder Filamente auflöst, als vorher Streifen sichtbar gewesen waren, ihre natürliche Erklärung.

Bei einigen Arten, z. B. bei Didymophyes gigantea und bei Pyxinia, anastomisieren die Längsstreifen des Epicyts miteinander, so daß eine netzförmige Zeichnung entsteht, deren Maschen in der Längsrichtung der Gregarine stark gestreckt sind.

Bei anderen Arten, namentlich bei einem Teil der Selenidien der Anneliden (Gattung Esarabdina Ming. 1891), findet sich eine Streifung, die sehr viel weniger dicht erscheint (vgl. Fig. 23—25). So soll z. B. Selenidinm terebellae (Köll.) konstant 6 Längsrippen aufweisen.[1]) Bei den meisten, wenn nicht bei allen Selenidien verläuft auch die Streifung nicht völlig in der Längsrichtung der Gregarine, sondern in mehr oder weniger steilen Spiraltouren (vgl. Fig. 24 und 25i). Léger (1892) scheint diese Streifung noch als analog der vorstehend besprochenen feinen Furchung des Epicyts anzusehen. Indessen hat bereits Bütschli (1882) es als zweifelhaft bezeichnet, ob diese Streifungen wirklich in die Kategorie der Epicytstreifen eingereiht werden dürfen. Er stützt sich hierbei vor allem darauf, daß bei Arten der Gattung Gregarina außer der feinen Epicytstreifung „noch eine Längsstreifung anderer Natur auftritt, nämlich eine durch Faltung der Körperwand hervorgerufene, welche als eine Folge besonderer Kontraktionszustände betrachtet werden darf“ und welche viel weniger dicht und daher auch bedeutend leichter wahrnehmbar ist als die viel zartere Epicytstreifung. In der Tat wird bei dem in Fig. 24 abgebildeten Selenidium nach Caullery und Mesnil (1899) die Streifung dadurch bedingt, daß stark entwickelte Myoneme das Epicyt in Gestalt von Längsrippen vorspringen lassen. Am Vorderende der Gregarine kann dieses Vorspringen sich soweit verschärfen, daß es zu einer Art von Zähnchenbildung führt (vgl. Fig. 23e), wie dies bereits Bütschli (1882) bei der Monocystis magna des Regenwurms beobachtet hat. Bei einem anderen, etwas abgeplatteten Selenidinm (aus Scolelepis fuliginosa) soll nach Caullery und Mesnil (1901) gar nur ein einziges solches Myonem vorhanden, dieses aber dafür um so mächtiger entwickelt sein, so daß der Querschnitt dieser Gregarine hierdurch die Gestalt eines T erhält. Bei dem Selenidium costatum Siedlecki (1903) aus Polymnia nebulosa Mont. ist eine ent-

[1]) Die Gattungen Polyrabdina Ming. und Esarabdina Ming., welche Caullery und Mesnil mit Selenidium Giard vereinigt haben, unterscheiden sich ausschließlich durch die verschiedene Dichtigkeit der Längsstreifung.

sprechende Längsrippung so stark ausgeprägt, daß Querschnitte die Gestalt eines 7strahligen Sternes besitzen.

Bei einer Darmgregarine aus Rhyncobolus americanus fand Porter (1897, 1) eine Längsstreifung, die seinen Abbildungen zufolge darauf beruht, daß das Sarkocyt in Gestalt von Längsbändern angeordnet ist, zwischen denen Epicyt und Myocyt sich bis zur Berührung nähern. Die so entstehenden Längsleisten, auf deren freier Kante das Epicyt verdickt ist, sind je nach dem Kontraktionszustand der zirkulär verlaufenden Myocytfibrillen verschieden gestaltet. (Vgl. Fig. 31.)

a b

Fig. 31. Teile zweier Querschnitte durch eine Darmgregarine von Rhyncobolus americanus (vgl. Fig. 26—27), zur Veranschaulichung der Struktur des Ektoplasmas. In Fig. b sind die das Ektoplasma gegen das Endoplasma abgrenzenden Myoneme kontrahiert.

Auf das Epimerit setzt sich die Längsstreifung des Gregarinenkörpers in der Regel nicht fort, und wo dies doch geschieht, was fast ausschließlich bei Epimeritformen mit mehr oder weniger langem Halse der Fall ist, da erstreckt sich die Längsstreifung nur noch auf den proximalen Anfang des Epimerits, wie dies bereits früher (S. 124) für Pyxinia möbuszi angeführt wurde.

Abgesehen von solchen verschiedenen Streifungen ist von Oberflächenskulpturen des Epicyts nur noch eine Punktierung zu erwähnen, die Léger (1892) bei einem Selenidium aus Audouinia beobachtet hat und die durch kleine grubige Vertiefungen hervorgerufen wird. Die Bedeutung derselben (Erleichterung des Stoffumtausches zwischen Plasma und Umgebung der Gregarine?) ist noch unklar.

Unter dem Epicyt folgt eine Gallertschicht, welche vollkommen homogen erscheint und der ein gallertiges Exkret entstammt, welches durch die Spalten des Epicyts entleert wird und bei der Berührung mit dem umgebenden Medium stark aufquillt. Je nach dem Verhältnis, in dem diese Ausscheidung zu der Neubildung der Gallertschicht steht, ist die letztere bei verschiedenen Individuen von verschiedener Dicke, stets aber fand Schewiakoff (1894) sie bei der von ihm untersuchten Gregarina munieri dünner als die da-

runter liegende Schicht des Ektoplasma s. str. oder Sarkocyt, welches die Substanz der Gallertschicht abscheidet.

Daß das **Sarkocyt** auch bei ein und derselben Gregarine nicht durchweg die gleiche Dicke hat, wurde bereits am Eingange dieses Abschnittes betont. Aus Sarkocyt besteht auch die Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit bei den Tricystideen, die daher jedenfalls auch durch allmähliches Einschneiden von außen her gebildet werden wird, und ebenso wird die Hauptmasse des Epimerits in der Regel vom Sarkocyt gebildet. Soll doch nach Léger (1892) die Epicythülle des Protomerits in der Regel nur sehr dünn und nur dort stärker entwickelt sein, wo sie Hakenbildungen aus sich hervorgehen läßt. Das Sarkocyt ist ziemlich frei von körnigen Einschlüssen und erscheint daher im Gegensatz zu dem Endoplasma klar und durchsichtig. Seine Grenze gegen das letztere ist aber nicht immer sehr scharf ausgeprägt. Seine Konsistenz ist erheblich fester als diejenige des Endoplasmas, was sich namentlich dann zeigt, wenn Proto- oder Deutomerit einer Tricystidee verletzt sind. Alsdann fließt nur das Endoplasma des verletzten Teiles aus, dasjenige des unverletzten dagegen wird durch die zwischen beiden ausgespannte Sarkocytscheidewand zurückgehalten. — Eine Differenzierung des Sarkocyts ist auch das bereits früher erwähnte Tastpseudopod von Lankesteria, welches aus einer das Epicyt durchsetzenden Öffnung herausgestreckt werden kann.

Die zwischen das Sarkocyt und das Endoplasma eingeschaltete **Fibrillenschicht** ist bereits von ihrem Entdecker van Beneden (1872) für muskulös erklärt worden, indem die Fibrillen mit den Myonemen der Infusorien verglichen wurden. Aimé Schneider (1876) ist zwar nicht davon überzeugt, daß die Fibrillen kontraktiler Natur sind, da er sie nur bei wenigen Gregarinen beobachtete und diese in ihren Bewegungen keinen Unterschied gegenüber den anderen Arten, denen die Fibrillen zu fehlen schienen, erkennen ließen. Trotzdem aber bringt er für die Fibrillenschicht den Namen Myocyt in Vorschlag. In der Tat kann es jetzt als sicher angesehen werden, daß die Fibrillen Myoneme, d. h. kontraktile, den Muskelfibrillen der höheren Tiere vergleichbare Fasern darstellen. Bereits Bütschli (1882) und Léger (1892) haben nachgewiesen, daß sie sehr viel weiter verbreitet sind, als Schneider annahm und wir werden mit Lang (1901) annehmen dürfen, daß sie „wohl bei allen Gregarinen" sich finden oder vielmehr richtiger, daß ihr Fehlen eine verhältnismäßig seltene Ausnahme ist. Denn bei Ophryocystis scheinen sie tatsächlich zu fehlen und auch für die kugeligen Diplocystis

kann ihr Vorkommen zweifelhaft erscheinen. Sie verlaufen ringförmig oder in dichten Schraubenlinien um das Endoplasma der Gregarinen, wobei vielfach benachbarte Fasern durch Anastomosen verbunden sind. Ihr Fehlen im Epimerit der Polycystideen steht im Einklang mit der fehlenden oder doch nur geringfügigen Beteiligung des Endoplasmas an dem Aufbau desselben.

Schneider (1876) sowohl wie Bütschli (1882) fanden die Myoneme ganz homogen. Dagegen hatte bereits van Beneden (1872) den Eindruck gewonnen, daß sie aus feinen, reihenförmig aneinander gereihten Körnchen zusammengesetzt seien. Nähere Mitteilungen über ihren feineren Bau verdanken wir Schewiakoff (1894), der feststellte, daß sie in scharf umrandeten und wahrscheinlich von einer flüssigen Masse erfüllten Kanälen verlaufen und daß sie quergestreift sind, indem sie aus aufeinander folgenden kurzen Abschnitten von verschiedenem Brechungsvermögen bestehen, so daß hierdurch bei bestimmter Einstellung der Eindruck entsteht, als beständen sie aus einer Reihe von Körnchen. Ob eine solche Querstreifung der Myoneme, wie sie Schewiakoff bei Gregarina munieri, van Beneden bei Porospora gigantea fanden, wirklich allen Gregarinen zukommt, kann freilich zweifelhaft erscheinen. Doch sei darauf hingewiesen, daß sie in ähnlicher Weise auch von anderen Protozoen (Stentor coeruleus) bekannt ist.

In der Regel sind die Myoneme ziemlich gleichmäßig in einer kontinuierlichen Schicht angeordnet. Die Unterbrechung dieser Schicht durch die Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit ist nur die selbstverständliche Folge von der Lagerung der Fibrillen zwischen Sarkocyt und Endoplasma. Die Fibrillen können aber auch an bestimmten Stellen des Körpers besonders zahlreich auftreten und dies ist vor allem bekannt geworden von Pterocephalus, wo die Fibrillenschicht an der dem Epithel der aufliegenden Sohle des Protomerits eine besonders mächtige Entfaltung zeigt und auch in die beiden auf dieser Sohle verlaufenden Längswülste eindringt (vgl. Fig. 13, wo im Interesse der Deutlichkeit der Autotypie die Querschnitte der Myoneme verhältnismäßig zu groß gezeichnet sind).

Daß nach Caullery und Mesnil ein Selenidium aus Scolelepis nur ein einziges längsverlaufendes Myonem, ein anderes aus Cirratulus gleichfalls längsverlaufende und verhältnismäßig spärliche Myoneme besitzen soll, über denen das Epicyt in entsprechenden Längsrippen nach außen vorspringt, wurde bereits in anderem Zusammenhange berührt. Ähnliche längsverlaufende Myoneme wollte bereits früher Ray Lankester bei einer Monocystide

aus Nereis gefunden haben, doch hielt Léger (1892) diese Deutung der betreffenden Streifung für irrtümlich und die Streifung selbst für eine einfache Oberflächenstreifung des Epicyts.

Das **Endoplasma** der Gregarinen ist vor allem durch seinen reichen Einschluß von Körnchen charakterisiert, welcher es bei auffallendem Lichte als weiß, bei durchfallendem als sehr dunkel und undurchsichtig erscheinen läßt. Die plasmatische Substanz, in welche diese Einschlüsse eingebettet sind, ist sehr dünnflüssig, wie dies nicht nur ihr Hin- und Herströmen bei den Bewegungen der Gregarinen (besonders leicht bei Monocystis agilis zu beobachten), sondern auch die Molekularbewegung der körnigen Einschlüsse beweist. Daß das Endoplasma von Proto- und Deutomerit sich durch verschiedenen Gehalt an Einschlüssen unterscheiden kann, wurde bereits bei Besprechung der Wachstumsperiode von Pterocephalus betont. Stets ist dann das Plasma des Deutomerits das gröber strukturierte.

Die Einschlüsse des Endoplasmas sind verschiedener Natur:

1. Besonders zahlreich sind ovale oder rundliche Körnchen von verschiedener Größe und starkem Lichtbrechungsvermögen, welche aus einer sich mit Jod braun, bei nachträglichem Zusatz von verdünnter Schwefelsäure violett färbenden, in konzentrierten Mineralsäuren und in Kalilauge löslichen, in verdünnten Mineralsäuren und in konzentrierter Essigsäure dagegen ebenso wie in Alkohol und Äther unlöslichen, von Bütschli (1885, 2) Paraglykogen, von Maupas (1886) Zooamylum genannten Substanz bestehen, allem Anschein nach derselben Substanz, die auch bei gewissen Infusorien, namentlich bei Nyctotherus vorkommt (vgl. dieses Archiv, Bd. III, S. 144). Offenbar stellen diese Einschlüsse Reservestoffe dar, die zu späterer Verwendung aufgestapelt werden. Eine Bestätigung dieser von Bütschli (1882) noch als zweifelhaft angesehenen Auffassung kann darin erblickt werden, daß die Paraglykogenkörner im Laufe der Entwicklung aufgelöst werden und später wieder neu gebildet werden können (vgl. z. B. Drzewecki 1903). Bei Polycystideen sind sie im Protomerit meist weniger zahlreich oder fehlen dort wohl auch ganz (bei Pterocephalus).

2. Außerdem finden sich vielfach auch noch Reservestoffe in Gestalt von Fetttropfen im Plasma aufgespeichert. Besonders verbreitet scheinen sie bei den Cölomgregarinen der Insekten (vgl. z. B. Fig. 7), ferner auch bei Arten der Gattung der Gregarina zu sein. Bei Stylocystis praecox Lég. sind sie so zahlreich,

daß sie alle anderen Plasmaeinschlüsse verdecken und bei Pterocephalus ist ihre Anordnung insofern bemerkenswert, als sie sich im Protomerit namentlich in dem mittleren, vor dem Deutomerit gelegenen Teil finden, dagegen kaum in den über das Deutomerit seitlich hinausragenden Teilen des Protomerits.

3. Bei Gregarina blattarum fand Bütschli (1882) außer den Paraglykogenkörnern „noch anders beschaffene, sehr feine Körnchen, welche deutlich hervortreten, wenn die Amyloidkörner (= Paraglykogenkörner) durch Kali zerstört wurden. Ihre chemische Natur blieb unsicher".

4. Bei Didymophyes gigantea fand Léger (1892) Kristalle im Endoplasma, die in Wasser, Alkohol, Äther und Säuren unlöslich sind und sich mit Jod nur schwach färben (Proteinkristalle?).

5. Kristalle sind ferner beobachtet worden von Frenzel (1892) bei Pyxinia crystalligera Frnz. Doch werden dieselben dort von Frenzel als „Modifikation ein und derselben Substanz" angesehen, die außerdem auch noch in groben Körnern auftritt und „welche, obgleich dem Paraglykogen ähnlich, doch erheblich davon verschieden ist," da sie in starken Mineralsäuren nicht völlig gelöst wird, sondern einen ungelösten amorphen Niederschlag hinterläßt, der demjenigen von Eiweiß ähnlich ist. Frenzel bezeichnet die Substanz dieser Einschlüsse als Pyxinin. Doch sind die Reaktionen der Kristalle und der Körner nach seinen Angaben durchaus nicht dieselben. Mit Jod färben sich nämlich die Körner braunviolett, die Kristalle dagegen entweder gar nicht oder nur gelblich. Bei nachträglichem Zusatz von Salpetersäure färben sich dann die Körner schön veilchenblau, „während bei den Kristallen nur die körnige Lösung erfolgt".

6. Sehr eigentümliche Einschlüsse fand Léger (1892) ferner noch bei zwei Darmgregarinen von Audouinia. Bei der Tricystidee Sicya inopinata Lég. waren sie auf das Deutomerit beschränkt und sichelförmig, bei einem Selenidium (Platycystis bei Léger) oblong. und bei dem letzteren enthielten sie in einer Art von Schale eine größere Zahl (ca. 20) von Körnchen, die sich mit Essigkarmin leicht färbten. Caullery und Mesnil (1897), die ähnliche Einschlüsse auch noch im Endoplasma einiger anderer Darmgregarinen von Anneliden fanden, sehen dieselben als parasitische Organismen an, für die der Gattungsname Metchnikovella gebildet ist.

7. Flüssigkeitsvakuolen sind bei Gregarinen anscheinend sehr selten. In großer Zahl wurden sie jedoch von Greeff (1880) bei dem

eigentümlichen Zygosoma gibbosum (Greeff) gefunden und ferner finden sich Flüssigkeitsvakuolen, in deren Innerem Kristalle von oxalsaurem Kalk abgeschieden werden, bei Lithocystis schneideri Giard.

Im Anschluß an diese Vakuolen des Endoplasmas ist auch noch eine Bildung zu erwähnen, die Léger (1901, 1) bei der polycystiden Darmform von Aggregata coelomica entdeckt hat und die dann Léger und Duboscq (1903, 1) auch bei Stenophora brölemanni wiedergefunden haben. Es ist ein kanalähnliches Gebilde, welches an einer saugnapfähnlichen Vertiefung am Scheitel des Protomerits beginnt, in der Achse des Protomerits nach hinten verläuft, die Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit durchsetzt und dann in dem Deutomerit geradlinig oder leicht geschlängelt (je nach dem Kontraktionszustand des Tieres) weiter verläuft. Bei Aggregata coelomica endet der Kanal nicht weit hinter der Scheidewand in einer Vakuole. Bei Stenophora brölemanni dagegen verläuft er noch weiter und biegt um den Kern herum (vgl. Fig. 20), um schließlich nicht mehr deutlich verfolgt werden zu können. Auch hier aber schien er mit Vakuolen, die färbbare Massen enthielten, in Verbindung zu stehen. Bei anderen Stenophoraarten sowie bei Aggregata vagans scheinen Léger und Duboscq einen solchen Kanal nicht beobachtet zu haben. Auch blieb es ihnen unklar, ob er am Scheitel des Protomerits nach außen mündet oder blind endet. Ebenso unklar ist die Bedeutung des Gebildes. Die Verbindung mit der Vakuole bei Aggregata ließ Léger daran denken, daß es sich vielleicht um ein Exkretionsorgan handeln könnte oder auch um ein „système aspirateur avec rudiment du tube digestif"; doch wurde an der Vakuole keinerlei pulsierende Bewegung beobachtet, wenngleich dieselbe bei den Bewegungen des Tieres ihre Form in geringem Grade änderte.

8. Schließlich sind hier auch noch als letzte Form von Plasmaeinschlüssen die chromatischen Granulationen anzuführen, die durch ihre starke Färbbarkeit mit Kernfarbstoffen und mit Eisenhämatoxylin charakterisiert sind. Besonders zahlreich sind sie im Protomerit von Stenophora (vgl. Fig. 21). Bei Pterocephalus findet sich ein Teil von ihnen in einer im Protomerit in der Nähe des Rostrums gelegenen Vakuole (Fig. 12 v) vereinigt.

4. Bewegung und Ernährung der Gregarinen.

Die Bewegungen der ausgebildeten Gregarinen entsprechen im wesentlichen den Bewegungen der Sporozoiten der Gregarinen selbst

sowohl wie der Coccidien und Malariaparasiten, d. h. sie sind dreierlei Art. Man kann unterscheiden 1. peristaltische Bewegungen, 2. Krümmungen und Streckungen, sowie 3. gleitende Vorwärtsbewegungen, die anscheinend ohne Gestaltsveränderung erfolgen und deshalb in der Regel den beiden ersteren gegenübergestellt werden.

Bei den peristaltischen Bewegungen findet entsprechend ihrer Intensität ein Vor- und Rückwärtsströmen des Endoplasmas statt. Wo die Zahl der gleichzeitig wahrnehmbaren Kontraktionswellen nur gering ist, zugleich aber die Bewegungen sehr lebhaft sind, wie z. B. bei Monocystis agilis, über die mitunter nur eine einzige starke Kontraktionswelle hinläuft, kann dieses Strömen des Endoplasmas das Bild so sehr beherrschen, daß eine besonders von Bütschli (1882) hervorgehobene Ähnlichkeit mit der amöboiden Bewegung der einfacheren Rhizopoden besteht. Bei den peristaltischen Bewegungen der Polycystideen umziehen nach Bütschli (1882) die einander folgenden Einschnürungen den Körper in der Regel nicht völlig ringförmig. Es steht das offenbar in Zusammenhang damit, daß bei den Polycystideen diese peristaltischen Bewegungen wie die Bewegungen überhaupt nur sehr träge erfolgen.

Die Krümmungen und Streckungen zeigen die größte Ähnlichkeit mit den entsprechenden Bewegungen der Sporozoiten bei gewissen spindelförmigen und verhältnismäßig kleinen Monocystideen, wie z. B. Monocystis enchytraei Köll., die sich ruckweise bogenförmig zusammenkrümmt, um sich hierauf wieder zu strecken. Komplizierter sind die Krümmungen bei den langgestreckten Selenidien der Anneliden, deren Bewegungen zum Teil völlig nematodenähnlich erscheinen. Bei anderen Arten, z. B. bei Monocystis agilis, treten Krümmungen und Streckungen kaum isoliert auf, sondern sind meist mit peristaltischen Kontraktionen kombiniert. Bei den Polycystideen sind die Krümmungen nach Aimé Schneider (1876) vielfach auf das Deutomerit beschränkt, während sich bei anderen Arten mit verhältnismäßig langem Protomerit, z. B. bei Bothriopsis histrio, auch das Protomerit an der Bewegung beteiligt. Ebenfalls nach Schneider sind diese Krümmungen bei den Polycystideen um so lebhafter, je mehr die Länge den Querdurchmesser überschreitet und fast nie mehr zu beobachten, wenn das Verhältnis beider Durchmesser 1 : 3 erreicht.

Die gleitende Vorwärtsbewegung der Gregarinen in ihrer Längsrichtung ohne direkt wahrnehmbare Gestaltsveränderungen hat eine völlig befriedigende Erklärung noch nicht gefunden. Ray Lankester (1872) gewann bei Urospora sipunculi den Eindruck, daß diese Vor-

wärtsbewegung durch leichte, aber beständige wellenförmige Kontraktionen der Körperränder bewirkt würden, eine Auffassung, die von Schneider (1876) und Bütschli (1882) zurückgewiesen wurde. Frenzel (1892) bringt dagegen diese Bewegung in einen Zusammenhang mit der Ernährung. Es sollen nach ihm „die aufzunehmenden Stoffe und das Protoplasma eine Anziehung aufeinander ausüben, die das Tier wie ein Magnet nach vorwärts treibt, bis zu einem Punkte, wo jene Stoffe in großer Menge angehäuft sind ... Wie die Astronomie eine Anziehungskraft annimmt, welche die Himmelskörper in ihren Bahnen lenkt, wie die Chemie in die Atome und Moleküle der Materie die gleichen Kräfte verlegt, so wird man sie auch zwischen Körpern bestehen lassen können, welche hinsichtlich ihrer Größe und Konstitution nichts anderes sind, als die Zwischenglieder in der endlosen Kette zwischen einem Atom und einer Weltensonne" (sic!).

Eine andere Erklärung der so rätselhaft erscheinenden Bewegungsvorgänge versuchte Plate (1886) zu geben. Denn von diesem und nicht von Frenzel, wie Schewiakoff (1894) zu glauben scheint, rührt die Annahme her, „daß an gewissen Körperregionen Teilchen des umgebenden flüssigen Mediums in die Gregarine eintreten und an anderen durch Diffusion wieder abgegeben werden, und daß an letzteren durch den Druck des austretenden Stromes das Tier weitergeschoben wird." Ein ähnliches passives Geschobenwerden nahm dann auch Schewiakoff (1894) an, dessen Erklärungsversuch bisher verhältnismäßig am meisten Anklang gefunden hat. Derselbe wies die bereits oben in anderem Zusammenhange erwähnte Ausscheidung einer gallertigen Substanz aus den das Epicyt durchsetzenden Längsspalten nach und beobachtete ferner, daß bei der Vorwärtsbewegung der Gregarinen dieses gallertige Exkret sich am Hinterende der Gregarine wie eine Art Stiel ansammelt. Dieser Gallertstiel wird nun nach Schewiakoff's Annahme durch fortwährende Ausscheidung neuer Gallertmassen immer länger und da er infolge seiner klebrigen Beschaffenheit an die Unterlage fixiert ist, so wird die Gregarine passiv vorwärtsgeschoben. Man vermißt hierbei aber eine Erklärung dafür, warum denn die Abscheidung der Gallertsubstanz immer nur in der Richtung nach hinten erfolgt, während gerade dies leicht und einfach erklärt wäre, wenn man das Anwachsen des Gallertstiels als die Folge und nicht, wie Schewiakoff will, als die Ursache der Vorwärtsbewegung ansähe. Schon allein die Möglichkeit dieses Einwandes beweist, daß Schewiakoff's Erklärung der Gregarinenbewegung noch nicht zu befriedigen vermag. Schaudinn (1900) hat ja freilich in seinen Beobachtungen über die

Fortbewegung der Sporozoiten der Coccidien eine Bestätigung der Anschauung von Schewiakoff gefunden, aber eine Erklärung dafür, warum das allseitig abgeschiedene gallertige Exkret sich am Hinterende sammelt und nur in der Richtung nach hinten einen Druck ausübt, dessen Gegendruck dann den Sporozoiten bzw. die Gregarine vorwärts treibt, hat auch er nicht versucht.

Das einzige bekannte Analogon zu der Bewegung der Gregarinen nach Schewiakoff's Anschauung bot die Bewegung der Diatomeen, die Bütschli und Lauterborn zurückführen wollten auf das Hervorschnellen eines Gallertfadens, der durch Rückprall die Bewegung der Diatomee herbeiführe. Diese Auffassung der Diatomeenbewegung ist aber durch O. Müller als irrtümlich dargetan worden (vgl. die Besprechung von Klebahn in diesem Archiv Bd. I S. 432) und es kann natürlich auch nicht gerade zur Kräftigung von Schewiakoff's Auffassung der Gregarinenentwicklung beitragen, daß dieselbe durch O. Müller's sorgfältige Untersuchungen ihrer einzigen Analogie beraubt ist. In der Tat ist sie denn auch neuerdings von Crawley (1902) angefochten worden. Derselbe stellt fest, daß, wenigstens bei Stenophora juli, die Vorwärtsbewegung häufiger in einer Zickzacklinie als geradlinig erfolgt, daß während dieser Bewegung ebenso häufig deutliche Muskelkontraktionen stattfinden wie fehlen können und daß entgegen der Angabe Schewiakoff's bogenförmige Bewegungen unabhängig sind von dem Auftreten von seitlichen Einknickungen des Gregarinenkörpers. Die Gregarinen können vielmehr einen Bogen beschreiben ohne die leiseste Einknickung ihres Körpers. Sie können aber auch, wenn sie eine solche Einknickung zeigen, anstatt immer einen Bogen nach derselben Seite zu beschreiben, wie Schewiakoff annahm, sich geradlinig vorwärts bewegen oder eine nach der entgegengesetzten Seite gewandte bogenförmige Bahn einschlagen. Auch kann bei solchen Einknickungen anstatt des Vorderendes der Gregarine auch deren Hinterende sich aus der Bewegungsrichtung herausbiegen, was mit Schewiakoff's Auffassung von dieser Bewegung unvereinbar erscheint. Trifft die Gregarine auf ein Hindernis, so tritt nach Crawley keineswegs immer die von Schewiakoff beobachtete Knickung des Körpers auf. Meist vielmehr bleibt dieselbe aus und häufig beobachtete Crawley ein pendelndes Hin- und Herschwingen des Protomerits, bevor die Bewegung in einer neuen Richtung fortgesetzt wurde. Eine auf der zurückgelegten Bahn hinterlassene Gallertspur hat Crawley bei Echinomera hispida gleichfalls gesehen. Dieselbe bestand aber nicht aus parallelen Gallertfäden wie der von Schewiakoff geschilderte

Gallertstiel, sondern aus ganz unregelmäßigen Flecken, die aus einzelnen von der Oberfläche der Gregarine losgelösten Tropfen hervorgegangen waren. Andere Beobachtungen an Stenophora juli berechtigten zu der Schlußfolgerung, daß hinter der Gregarine eine unsichtbare elastische Substanz vorhanden war, in der die Gregarine sowohl wie hinter ihr befindliche Körnchen haften. Denn unter gewissen Umständen läßt sich beobachten, daß die Gregarine, die sich etwas vorwärtsbewegt und dann Halt gemacht hat, plötzlich in ihre frühere Lage zurückkehrt und die Körnchen, die sich hinter ihr befinden, an ihrer Bewegung teilnehmen und zwar die ihr am nächsten befindlichen am stärksten. Hier mußte also die Vorwärtsbewegung offenbar einen von der abgesonderten Gallertmasse ausgeübten Widerstand überwinden, anstatt durch sie bewirkt zu sein. Da diese Erscheinung nur beobachtet wurde, wenn die Gregarine sich in der Nähe des Wirtsgewebes befand und sich von diesem fortbewegte, so kann sie, nebenbei bemerkt, uns einen Hinweis darauf bieten, daß die Gallerte vielleicht von Bedeutung dafür ist, daß die frei im Darm lebenden Gregarinen nicht mit dem Kote hinausgeschwemmt, sondern im Darme festgehalten werden.

Alle diese Beobachtungen weckten in Crawley die Überzeugung, daß Schewiakoff's Erklärung der Gleitbewegung inexakt sei. Er fand dann, daß gleitende Gregarinen stets seitliche Bewegungen ihres Vorderendes vollführten und Kontraktionen der Myoneme erkennen ließen, wenn beide auch so gering waren, daß zu ihrer Feststellung starke Vergrößerungen (zum Teil Ölimmersion) erforderlich waren. Auf Grund dieser Beobachtungen erklärt Crawley die Gleitbewegung durch die Annahme, daß die zwar geringfügige, aber nachweisbare aktive Bewegung der Gregarine einen Teil ihrer Oberfläche, der in inniger Berührung mit dem Deckglas oder Objektträger sich befindet und dadurch fixiert ist, nach rückwärts drängt und daß infolgedessen, da der fixierte Teil dem auf ihn ausgeübten Drucke nicht ausweicht, die ganze Gregarine sich in entgegengesetzter Richtung, d. h. nach vorwärts bewegt.

Ob hiermit bereits das letzte Wort über die Gleitbewegung der Gregarinen gesprochen ist, mag dahingestellt bleiben. Jedenfalls hat die Annahme einer solchen Stemmbewegung das für sich, daß sie nicht ohne Analogie dasteht und daß die Bildung des Gallertstiels in der Tat als Folge der Gleitbewegung leichter verständlich ist wie als deren Ursache.

Im Anschluß hieran ist nur noch wenig über die Ernährung der Gregarinen zu sagen. Irgendetwas Genaueres über die Er-

nährungs- nnd Stoffwechselvorgänge ist nicht bekannt. Die alte Auffassung, daß die Ernährung durch Aufsaugung mittels der gesamten Körperoberfläche stattfindet, ist offenbar richtig und wohl nie bezweifelt, jedoch kann es als fraglich erscheinen, ob die ganze Körperoberfläche in gleicher Weise an dieser osmotischen Ernährung beteiligt ist. Léger und Duboscq (1902, 3) vertreten die Auffassung, daß der Epimerit der Polycystideen, die Filamente des Protomerits bei Pterocephalus nnd das Tastpseudopod von Lankesteria die Gregarinen nicht nur am Epithel fixieren, sondern auch Nahrungsstoffe aus demselben aufsaugen, ja daß diejenigen Gregarinen, deren Fixationsapparate das ganze Epithel bis zu seiner Basis durchsetzen, wie eine Gregarina aus Acrotylns insubricus Scopoli, Pyxinia möbuszi, Pterocephalus, Nahrung direkt aus dem den Darm umspülenden Blute ihrer Wirte aufsaugen.

Literatur über Gregarinen.

In dem nachstehenden Literaturverzeichnis ist Vollständigkeit angestrebt worden, aber jedenfalls nicht ganz erreicht, zumal die gelegentliche Anführung von Gregarinenfunden in Arbeiten, die ganz andere Themata behandeln, sehr häufig ist. In solchen Fällen habe ich tunlichst nur die Seiten angeführt, auf denen wirklich von Gregarinen die Rede ist, und nicht die Seitenzahlen der ganzen Arbeit. Von Leuckart's Jahresberichten sind nur die angeführt, in denen Leuckart sich auf eigene Beobachtungen beruft. Deren Aufnahme erschien jedoch notwendig, da in einem Falle sogar ein Speziesname in dem Jahresbericht aufgestellt wird (vgl. Leuckart 1861). Arbeiten über angebliche Gregarinosen beim Menschen sind nicht aufgenommen worden mit Ausnahme der ersten diesbezüglichen Veröffentlichungen von Lindemann, dem Entdecker dieser „Gregarinosen". Andererseits ist eine Arbeit von Schaudinn, obwohl sie die Gregarinen nicht berücksichtigt, hier mit aufgeführt worden, weil ich sie im Text zitiert habe. Arbeiten, die mir nicht vorgelegen haben, sind mit einem Stern (*) bezeichnet. Da es mir wünschenswert erschien, das Literaturverzeichnis chronologisch zu ordnen, so habe ich zur Erleichterung der Benutzung noch ein alphabetisches Autorenregister beigefügt.

1708. Redi, Franc.: De animalculis vivis, quae in corporibus animalium viventium reperiuntur, observationes; latinas fecit P. Coste. Amstelodami 1708. 12°. p. 270 tav. 24 fig. e—f.

*1787. Cavolini, Filippo: Memoria sulla generazione dei pesci e dei granchi. Napoli 1787. 4°. p. 169 tav. II fig. 22.

1792. Cavolini, Ph.: Abhandlung über die Erzeugung der Fische und Krebse. Aus dem Italienischen übersetzt. Mit Anmerkungen herausgeg. von Eb. A. W. v. Zimmermann. Berlin 1792. 8°. p. 169—170 Taf. II Fig. 22.

1810. Rudolphi, Carol. Asm.: Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis. 8°. Vol. II P. 2. Amstelaedami 1810. p. 287—288 no. 42 u. 43.

1811. Rambohr, Karl Aug.: Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insekten. Herausgeg. von d. naturf. Gesellsch. zu Halle. 4°. Halle 1811. p. 110 Taf. XI Fig. 8.

1815. Gaede, Heinr. Mor.: Beiträge zu der Anatomie der Insekten. 4°. Altona 1815. p. 17.

1819. Rudolphi, Carol. Asm.: Entozoorum synopsis. 8°. Berolini 1819. p. 197 no. 83, 84 u. 86.

1826. Dufour, Léon: Recherches anatomiques sur les carabiques et plusieurs autres Insectes coléoptères. in: Annales des sci. natur. 1. sér. T. VIII. 1826. p. 43—45 pl. 21 bis fig. 7a—7d.

Morren, Carol. F. A.: Responsio ad quaestionem etc.: Quaeritur descriptio structurae anatomicae et expositio historio-naturalis Lumbrici vulgaris sive terrestris. in: Annales Academiae Gandavensis. 1825/26. Gandavi 2. Octbr. 1826. p. 170.

1828. Dufour, Léon: Note sur la Grégarine, nouveau genre de ver qui vit en tronpeau dans les intestins de divers insectes. in: Annales des sci. natur. 1. sér. T. XIII. 1828. p. 366–368 pl. 22 fig. 5a—5c.

1833. Dufour, Léon: Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères, accompagnées de considérations relatives à l'histoire naturelle et à la classification de ces insectes. in: Mém. prés. à l'Acad. des Sci. Paris. Sci. math. et phys. Tome IV. 1833. pl. XVII fig. 206.

*Suriray: ..... in: Mém. d. l. Soc. (Linn?) d. Normandie. 1833. p. 1. [zitiert nach Labbé 1899].

1835. Dujardin, Félix: Recherches sur les organismes inférieurs. II. Sur les Infusoires appelées Protées. in: Annales des sci. natur. 2. série Zool. T. IV. 1835. p. 352—356 pl. 10. fig. A—C.

1836. Suriray: Notice sur quelques parasites et produits organiques du Lombric terrestre. in: Annales des sci. natur. 2. sér. Zool. Tome VI. 1836. p. 353—358 pl. 18.

1837. Dufour, Léon: Recherches sur quelques Entozoaires et larves parasites des insectes Orthoptères et Hyménoptères. in: Annales des sci. natur. 2. sér. Zool. T. VII. 1837. p. 10—13 pl. I fig. 4—9.

v. Siebold, Th.: Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere. in: Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1837. p. 408 Anm.

Suriray: Über einige Schmarotzertiere und organische Produkte des gemeinen Regenwurms als Beitrag zur Physiologie desselben. in: Froriep's Neue Notizen. Bd. III Nr. 52. 1837. p. 113—117 mit Fig. 6—23 der Tafel zu Nr. 51.

1838. Hammerschmidt, C. E.: Helminthologische Beiträge. in: Isis. 1838. p. 355—358 mit Taf. 4 (zum Teil).

1839. v. Siebold, Th.: Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Tiere. — Über die zur Gattung Gregarina gehörenden Helminthen. Neueste Schriften d. naturforsch. Gesellsch. Danzig. Bd. III Heft 2. gr.-4°. Danzig 1839. p. 56—71 Taf. III Fig. 48—61.

1842. Örsted, A. S.: Conspectus generum specierumque Naidum ad faunam Danicam pertinentium. in: Kröyer's naturhist. Tidskr. Bd. IV. 1842. p. 133 Taf. 3 Fig. 8—9.

1845. Dujardin, Félix: Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux. 8°. Paris 1845. — Appendice. I. Helminthes dont la place est incertaine. — Gregarine. Gregarina L. Dufour. p. 637—638.

Henle, J.: Über die Gattung Gregarina. in: Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1845. p. 369—374 Taf. XIII Fig. 3—7.

*Kölliker, A.: Die Lehre von der tierischen Zelle und den einfachen tierischen Formelementen. in: Zeitschr. f. wiss. Botanik. Bd. I Heft 2. 1845. p. 97—100.

Menge, A.: Zur Rotwürmergattung Enaxes. in: Arch. f. Naturg. XI. Jahrg. 1845. Bd. I p. 32 Taf. III Fig. 8—9 u. 12.

Örstedt, A. S.: Conspectus generum specierumque Naïdum ad faunam danicam pertinentium. Isis 1845. p. 514 Taf. II, 3 Fig. 8—9.

1846. Creplin: Nachträge zu Gurlt's Verzeichnis der Tiere, bei welchen Entozoen gefunden worden sind. in: Arch. f. Naturg. XII. Jahrg. 1846. Bd. I p. 157.

*v. Frantzius, Alex.: Observationes quaedam de Gregarinis. Diss. inaug. 8°. 35 p. Berolini 1846.

1847. Frey, Heinr. und Leuckart, Rud.: Beiträge zur Kenntnis wirbelloser Tiere. mit besonderer Berücksichtigung der Fauna des norddeutschen Meeres. 4°. Braunschweig 1847. p. 151.

Kölliker, A.: Über die Entozoengattung Gregarina L. Dufour. in: Mitteil. d. naturf. Gesellsch. Zürich. Bd. I Heft 1 Nr. 3. 1847. p. 41—45.

*Hammerschmidt: Notiz über Eingeweidewürmer. in: Haidinger's Berichte Bd. I. 1847. p. 78—80.

1848. v. Frantzius, Alex.: Einige nachträgliche Bemerkungen über die Gregarinen. in: Arch. f. Naturg. Jahrg. 14. 1848. Bd. I p. 188—196 Taf. VII.

Kölliker, A.: Beiträge zur Kenntnis niederer Tiere. I. Über die Gattung Gregarina. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. 1848. p. 1—37 Taf. I—III.

Stein, Friedr.: Über die Natur der Gregarinen. in: Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1848. p. 182—223 Taf. IX.

1850. Brüch, C.: Einige Bemerkungen über die Gregarinen. Aus einem Schreiben an A. Kölliker. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. II. 1850. p. 110—112.

Kölliker, A.: Nachwort (zu vorstehend zitierten Bemerkungen). Ibid. p. 113—114.

1851. Diesing, Carol. Maur.: Systema helminthum. 8°. Vol. II. Vindobonae 1851. p. 6—18.

*Leidy, Jos.: Contributions to Helminthology. in: Proceed. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. Vol. V. 1851. p. 208 u. 287.

Leydig, Frz. (1): Einige Bemerkungen über Psorospermien und Gregarinen in: Froriep's Tagsber. Nr. 305. 1851. (Zool. Bd. II.) p. 73—74.

Leydig, Frz. (2): Über Psorospermien und Gregarinen. in: Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1851. p 221—234 Taf. VIII.

Leydig, Frz. (3): Anatomische Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphicora. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III Heft 3. 1851. p. 330—331 Taf. IX. Fig. 7 a u. 7 b.

*Schultze, Max Sigm.: Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. 1. Abteilung. 4°. Greifswald 1851. p. 67 u. 70 Taf. VII Fig. 18—22.

1852. Stein, Fr.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und des feineren Baues der Infusionstiere. — I. Die Entwicklungsgeschichte der Vorticella microstoma Ehrbg., nebst vergleichenden Bemer-

kungen über die Entwicklungsweise der Gregarinen. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III Heft 4. 1852. p. 474—485.

Leuckart, Rud.: Parasitismus und Parasiten. in: Arch. f. physiol. Heilkunde. 11. Jahrg. 1852, p. 429—436 Fig. 16—21.

Leydig, Frnz.: Anatomische Notizen über Synapta digitata. in: Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1852. p. 517—519. Taf. XIII Fig. 11.

*1853. Leidy, Jos.: On the organization of the Genus Gregarina Duf. in: Transact. Americ. Philos. Soc. N. S. Vol. X. 1853. p. 235—240 pl. X—XI.

*Leydig, Frnz.: On the Psorospermiae and Gregarinae. in: Quarterly Journ. of microsc. Sci. Vol. I. 1853. p. 206—209.

1854. Lieberkühn, N.: Über die Psorospermien. in: Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1854. p. 1—24 Taf. I—II.

Schmidt, Adolf: Beitrag zur Kenntnis der Gregarinen und deren Entwicklung. in: Abhandlg. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Frankfurt. Bd. I Heft 1. 1854. p. 168—187 Taf. XIV.

1855. Küchenmeister, Friedr.: Die in und an dem Körper des lebenden Menschen vorkommenden Parasiten. — 1. Abtlg. Die tierischen Parasiten. 8°. Leipzig 1855. p. 344. [Vgl. hierzu Walter (1858)].

Leuckart, Rud.: Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Tiere während der Jahre 1848—1853. — 3. Gregarinen. in: Arch. f. Naturg. 21. Jahrg. 1855. Bd. II p. 106—110.

Leydig, Frz.: Zum feineren Bau der Arthropoden. in: Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1855. p. 447 Anm.

Lieberkühn, Nath.: Evolution des Grégarines. 4°. 46 p. 11 Taf. in: Mém. cour. et mém. des sav. étrang. de l'Acad. de Belgique. T. XXVI. 1855.

*1856. Leidy, Jos.: A Synopsis of Entozoa and some of their Ectocongeners observed by the author. in: Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. VIII. 1856. p. 42—58.

*d'Udekem, Jul.: Développement du Lombric terrestre. in: Mém. cour. et des sav. étrang. de l'Acad. de Belgique. T. XXVII. 1856. p. 12 pl. I fig. 7—17.

1857. Carus, Jul. Vict.: Icones zootomicae. Mit Originalbeiträgen der Herren ..... F. Stein. Fol. Leipzig 1857. Tab. I fig. 1—10.

Kölliker, A.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie. — 1. Eigentümliche an den Gefäßen der Holothuria tubulosa ansitzende Körper. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX Heft 1. 1857. p. 138.

Leydig, Frnz.: Über Hydatina senta. in: Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1857. p. 415—416 Taf. XVI Fig. 6.

Stein, F. siehe Carus, J. V.

1858. Lieberkühn, Nath. (1): Grégarines des Térébelles. in: L'Institut. T. XXVI. Nr. 1281. 1858. p. 240.

Lieberkühn, Nath. (2): Sur les Grégarines des Térébelles. Extrait d'une lettre. in: Bull. Acad. roy. Belgique, ser. 2 vol. IV. 1858. p. 376—378.

Schneider, Ant.: Über einige Parasiten der Holothuria tubulosa. — II. Gregarina holothuriae. in: Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1858. p. 325—329 Taf. XII.

Walter, Georg: Fernere Beiträge zur Anatomie und Physiologie von Oxyuris ornata. — VI. Von den Geschlechtsorganen. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX Heft 4. 1858. p. 490—491.

1859. Diesing, Carl Mor.: Revision der Rhyngodeen. in: Sitz.-Ber. d. k. k. Akad. Wien. Bd. 37. 1859. p. 719—723 u. 727—740.

Greene, Joseph Reay: A Manual of the Sub-Kingdom Protozoa. With a General Introduction on the Principles of Zoology. 8°. London 1859. p. 49—52, with fig. 50.

Lachmann, J.: Über einige Parasiten des Brunnen-Flohkrebses (Gammarus puteanus). in: Verhdlgn. d. naturhist. Vereins d. preuß. Rheinlande u. Westphalens. XVI. Jahrg. Bonn 1859. Sitz.-Ber. p. 33—34.

1861. Claparède, A. René Éd.: Études anatomiques sur les Annélides, Turbellariés, Opalines et Grégarines observés dans les Hébrides. in: Mém. d. l. Soc. phys. et d'hist. nat. Genève. T. XVI P. 1. 1861. p. 157—160 av. Pl. I fig. 15, II fig. 10—12, IV fig. 4—9.

Leuckart, Rud.: Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Tiere während des Jahres 1859. in: Arch. f. Naturg. 26. Jahrg. 1861. Bd. II p. 263—264.

*Sars, M.: Oversigt over Norges Echinodermers. Udgiven af Vidensk. Selskabet i Christiania. 8°. Christiania 1861.

*van Beneden, P. J.: Recherches sur la faune littorale de Belgique. Turbellariés. in: Mém. de l'Acad. roy. de Belgique. T. XXXII. 1861 p. 11.

1862. Peyl, Jos.: Über eine muthmaßlich neue Gregarinenform. Briefl. Mitteilung. in: Sitz.-Ber. d. böhm. Ges. d. Wiss. Jahrg. 1862. Juli—Dezember. p. 65—66. [In Cyclops-Kadavern! wohl kaum Gregarinen Lühe.)

1863. Carus, Jul. Vict. und Gerstäcker, C. E. A.: Handbuch der Zoologie. 8°. Leipzig 1863. Bd. II p. 568—570.

Claparède, A. René Éd.: Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere, an der Küste der Normandie angestellt. Fol. Leipzig 1863. p. 30.

Claus, C.: Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres. 4°. Leipzig 1863. p. 87 Taf. VIII Fig. 2.

*Lankester, E. Ray: On our Present Knowledge of the Gregarinidae, with Descriptions of three New Species belonging to that class. in: Quart. Journ. of microsc. sci. N. Ser. Vol. III. 1863. p. 83—96 pl. VII.

Lindemann, Carl: Die Gregarinen und Psorospermien als Parasiten des Menschen. in: Bull. d. l. Soc. imp. des natur. Moscou. T. XXXVI. 1863 P. 2 No. 4 p. 425—436 Taf. VII A.

1864. *Huxley, Th. H.: The Gregarinida, Rhizopoda, Spongida and Infusoria. in: Quarterly Journ. of microsc. Sci. N. Ser. Vol. IV. 1864. p. 64—81 with woodcuts.

Haeckel, Ernst: Beiträge zur Kenntnis der Corycäiden. in: Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. I. 1864. p. 93 Anm.

*Lindemann, Carl (1): ..... in: Московская Медицинская газета. 1864. Nr. 38, 39. — [Zitiert nach Lindemann (1865).]

Lindemann, Carl (2): Sur le parasitisme des Grégarines et des Psorospermies dans l'organisme humain. in: Bull. d. l. Soc. imp. des natur. Moscou. T. XXXV. 1864. Séances de l. Soc. etc. P. 1 p. 5—6.

1865. Lieberkühn, Nath. (1): Beobachtungen über Gregarinen der Regenwürmer. in: Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin. Juli 1865. p. 15—16.

Digitized by Google

Lieberkühn, Nath. (2): Beitrag zur Kenntnis der Gregarinen. in: Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1865. p. 508—511.

Lindemann, Carl (1): Lettre an Prémier Secrétaire de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. in: Bull. d. l. Soc. imp. des natur. Moscou. T. XXXVIII. 1865. P. 1 No. 1. p. 282—284.

Lindemann, Carl (2): Weiteres über Gregarinen. in: Bull. d. l. Soc. imp. des natur. Moscou. T. XXXVIII. 1865. P. 2 p. 381—387.

1866. Haeckel, Ernst: Generelle Morphologie der Organismen. II. Bd. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. 8°. Berlin 1866. p. XXV.

*Lankester, E. Ray: Notes on the Gregarinida. in: Transact. of the micr. Soc. London. N. Ser. Vol. XIV. 1866. p. 23—28 pl. V.

*1867. McIntosh, W. C.: On the Gregariniform Parasite of Borlasia. in: Transact. of the micr. Soc. London. N. Ser. Vol. XV. 1867. p. 38—41.

Stein, Friedr.: Der Organismus der Infusionstiere. II. Abtlg. Fol. Leipzig 1867. p. 7—8.

1869. Keferstein, W.: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo. in: Abhdlg. d. kgl. Ges. d. Wiss. Göttingen, Phys. Cl. Bd. XIV. 1869. p. 22.

McIntosh, W. C.: On the Structure of British Nemerteans, and some New British Annelids. in: Transact. of the Royal Soc. Edinburgh. Vol. XXV P. 2. 1869. p. 353 u. 385—386.

van Beneden, Éd.: Sur une nouvelle espèce de Grégarine désignée sous le nom de Gregarina gigantea. in: Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 2. Sér. T. XXVIII. 1869. p. 444—456 av. 1 pl.

*1870. [Radkewitsch, G.]: О паразитахъ у Enchytraeus vermicularis. [Gregarina Enchytraei.] — Г. Радкевичъ. [Über einen Parasiten aus E. v.] in: Труд. общ. испыт. природ. Харьковск. Университ. Том. I. (1869) 1870. 8°. 7 p.

*[Uljanin, W. N.]: Рѣсничные черви (Turbellaria) Севастопольской бухты. — В. Н. Ульянинъ. [Die Turbellarien der Bucht von Sebastopol.] in: Труды II. съѣзда русск. естест. въ Москвѣ. (1869) 1870. Труд. отдѣл. зоол., анат. и физіол. Taf. III fig. 15—21.

*van Beneden, Ed. (1): On a New Species of Gregarina to be called Gregarina gigantea. in: Quarterly Journ. of micr. sci. N. Ser. Vol. X. 1870. p. 51—58.

*van Beneden, Ed. (2): Development of Gregarinae. [Letter.] in: Quarterly Journ. of microsc. sci. N. Ser. Vol. X. 1870. p. 290.

1871. Stuart, Alex.: Über den Bau der Gregarinen. in: Bull. de l'Acad. imp. St. Petersbourg. T. XV. 1871. p. 497—502. Mit 1 Taf.

van Beneden, Ed. (1): Recherches sur l'évolution des Grégarines. in: Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 2. Sér. T. 31. 1871. p. 325—359 av. 1 pl.

*van Beneden, Ed. (2): Researches on the development of the Gregarinae. in: Quarterly Journ. of microsc. sci. N. Ser. Vol. XI. 1871. p. 242—260.

*1872. Lankester, E. Ray: Remarks on the structure of the Gregarinae, and on the Development of Gregarina (Monocystis) Sipunculi Köll. in: Quarterly Journ. of micr. sci. N. Ser. Vol. XII. 1872. p. 342—351 Taf. XX.

Perrier, Edm.: Recherches pour servir à l'histoire des lombriciens terrestres. in: Arch. de Zool. expér. T. I. 1872. Notes et Revue. p. LXXVII.

*van Beneden, Ed. (1): Recherches sur l'évolution des Grégarines. in: Journ. de Zoologie (Gervais). T. I. 1872. p. 134—165.

*van Beneden, Ed. (2): Recherches sur l'évolution des Grégarines. in: Arch. des sci. phys. et nat. Genève. Nouvelle période. T. 44. 1872. p. 256—260.

van Beneden, Ed. (3): Investigations upon the Development of the Gregarinae. in: Ann. and Mag. of Nat. Hist. 4. Sér. Vol. X. 1872. p. 309—312.

van Beneden, Ed. (4): Note sur la Structure des Grégarines. in: Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique. 2. Sér. T. XXXIII. 1872. p. 210—223. av. 1 pl.

*van Beneden, Ed. (5): Remarks on the structure of the Gregarinae. in Quarterly Journ. of microsc. sci. N. S. Vol. XII. 1872. p. 211—218 with 1 pl.

1873. Giard, Alfr.: Contributions à l'histoire naturelle des Synascidies. — IV. Sur une Grégarine parasite d'un Amaraecium. in: Arch. de Zool. expér. T. II. 1873. p. 495—496 pl. XIX Fig. 4—13.

Lankester, E. Ray: Remarque sur la structure des Grégarines. in: Arch. de Zool. expér. T. II. 1873. Notes et Revue. p. I—II.

Schneider, Aimé: Sur quelques points de l'histoire du genre Gregarina. in: Arch. de Zool. expér. T. II. 1873. p. 515—533 pl. XXIII

*1874. Mc Intosh, W. C.: A Monograph of the British Annelids. — I. The Nemerteans. Fol. London (Ray Society). 1873—74. p. 128—130 pl. XVIII —XIX.

Moseley, H. N. (1): On the Anatomy and Histology of the Land-Planarians of Ceylon. in: Phil. Transact. Royal Soc. London. Vol. 164. 1874. Part. 1 p. 132.

Moseley, H. N. (2): On the Structure and Development of Peripatus capensis. in: Philos. Transact. Royal Soc. London. Vol. 164. 1874. P. 2 p. 762.

1875. Schneider, Aimé (1): Sur un appareil de dissémination des Gregarina et Stylorhynchus; phase remarquable de la sporulation dans ce dernier genre. in: Compt. rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 80. 1875. p. 432—435.

Schneider, Aimé (2): On an Apparatus of Dissemination of the Gregarinae and the Stylorhynchi, and on a Remarkable Phase of Sporulation in the letter Genus. in: Ann. and Mag. of Nat. Hist. 4. Ser. Vol. XV. 1875. p. 368—370.

Schneider, Aimé (3): Notes sur les rapports des Psorospermes oviformes aux véritables Grégarines. in: Arch. de Zool. expér. T. IV. 1875. Notes et Revue. p. XLV—XLVIII av. gravures.

Schneider, Aimé (4): Contributions à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. in: Arch. de Zool. expér. T. IV. 1875. p. 493—604 pl. XVI—XXII.

1876. Gabriel, B.: Über Entwicklungsgeschichte der Gregarinen. in: 53. Jahresbericht d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur. (1875) 1876. p. 44—46.

Giard, Alfr. (1): Sur une nouvelle espèce de Psorospermie (Lithocystis Schneideri), parasite de l'Echinocardium cordatum. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 82. 1876. p. 1208—1210.

*Giard, Alfr. (2): On a new Kind of Psorospermia (Lithocystis Schneideri), parasitic in Echinocardium cordatum. in: Ann. and Mag. of Nat. Hist. 4. Ser. Vol. XVIII. 1876. p. 192—194.

Schneider, Aimé: Contributions à l'étude des grégarines. [Thèse.] 8°. 116 p. av. 8 pl. Paris 1876. [Identisch mit Schneider (1875, 4), aber mit kolorierten Tafeln und unter Beifügung der Tafel von Schneider (1873).]

1877. Bode, J.: Polyxenus lagurus de Geer. Ein Beitrag zur Anatomie, Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Chilognathen. in: Zeitschr. f. d. ges. Naturw. Bd. 50 (3. Folge Bd. 2). 1877. p. 235.

Gabriel, B. (1): Mitteilungen über die Entwicklungsgeschichte der Gregarinen. in: 54. Jahresber. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur. (1876) 1877. p. 45—48.

Gabriel, B. (2): Zur Entwicklungsgeschichte der Gregarinen. in: Amtl. Ber. d. 50. Versamml. deutsch. Naturf. u. Ärzte in München. 1877. p. 187—188.

*Giard, Alfr.: Sur les psorospermies des Annélides et des Oursins. in: Compt. rend. du Congrès internat. de botanique d'Amsterdam. 1877. Séance du 16 avril.

Leidy, Jos.: Remarks on Gregarines. in: Proceed. Acad. of Nat. Sci. Philadelphia. 1877. p. 196—198.

1878. Gabriel, B.: Über einige Umbildungen der Pseudonavicellen. in: 55. Jahresbericht d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur. (1877) 1878. p. 68—72.

*Giard, Alfr.: Sur une nouvelle espèce de Psorospermie (Lithocystis Schneideri), parasite de l'Echinocardium cordatum. in: Bull. scientif. du départem. du Nord. 1878.

1879. Claus, C.: Der Organismus der Phronimideen. — Parasiten. in: Arbeit. a. d. zool. Inst. Wien. T. II Heft 1. 1879. p. 136 Taf. X Fig. 66.

Föttinger, Alex.: Un mot sur les Grégarines. in: Bull. d. l. Soc. belge de Microsc. T. V. 1879. p. LIV—LXVI.

Garriel, B.: Über primitives Protoplasma. in: 56. Jahresber. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur. (1878) 1879. p. 120—125.

Hallez, Paul: Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. in: Travaux de l'Instit. zool. Lille. Fasc. II. 1879. p. 85—86 pl. V fig. 26—35. [NB.: Weshalb Labbé (1899) nur Fig. 31—35 zitiert, ist völlig unverständlich.]

Leuckart, Rud.: Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. 1. Bd. 1. Lfg. 8°. Leipzig 1879. p. 241—245.

*Vejdovsky: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Anneliden. I. Monographie der Enchyträiden. 4°. Prag 1879. p. 40 Taf. 14 Fig. 13—15.

1880. Gabriel, B. (1): Über Klassifikation der Gregarinen. in: Tagebl. d. 53. Versamml. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 1880. p. 82—83.

Gabriel, B. (2): Zur Klassifikation der Gregarinen. Vorläufig. Mitteilung. in: Zool. Anz. III. Jahrg. 1880. p. 569—572.

Greeff, R.: Die Echiuren (Gephyrea armata). — VII. Parasiten der Echiuren. — 1. Conorhynchus gibbosus nov. gen. et nov. spec. in: Nova Acta Acad. Leop. Carol. T. XLI 2. Abteilg. 1880. p. 128—129 Taf. V [XX] Fig. 54—61.

Rehberg, Herm.: Eine neue Gregarine. Lagenella mobilis n. g. et n. sp. in: Abhandlg. hrsg. v. naturwiss. Vereine zu Bremen. VII. Bd. 1. Heft. 1880. p. 68—71 Taf. IV Fig. 9—13.

1881. Bütschli, O.: Kleine Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV Heft 3. 1881. p. 384—409 Taf. XX—XXI.

Czerniawsky, V.: Materialia ad Zoographiam ponticam comparatam. Fasc. III. Vermes. Матеріалы для сравнительной зоографіи понта (Contin.). in: Bull. d. l. Soc. Imp. des Nat. de Moscou. T. LVI. 1881. P. I No. 2 p. 342—346.

*Leidy, Jos.: The parasites of the Termites. in: Journ. of the Acad. of Nat. Sci. Philadelphia. 2. ser. vol. VIII. 1881. p. 441 pl. 52 fig. 27.

Perrier, Edm.: Études sur l'organisation des lombriciens terrestres. — IV. Organisation des Pontodrilus (e. p.). — Parasites des Pontodriles. in: Arch. de Zool. expér. T. IX. 1881. p. 242—243 pl. XVIII fig. 48.

1882. Bütschli, O.: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Neue Bearbeitung. I. Bd. Protozoa. 1. Abtlg. Sarcodina und Sporozoa. p. 479—589.

v. Graff, L.: Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Fol. Leipzig. 1882. p. 182 Taf. VIII Fig. 1, x.

Lankester, E. Ray: Drepanidium ranarum, the cell-parasite of frog's blood and spleen (Gaule's Würmchen). in: Quarterly Journ. of Micr. Sci. N. S. Vol. XXII. 1882. No. 85 p. 53—65 4 fig.

Leidy, Jos.: On Enchytraeus, Distichopus and their parasites. in: Proceed. of the Acad. of Nat. Sci. Philadelphia. 1882. p. 145—148 with 4 figs.

Mayer, Paul: Die Caprelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. (Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. 6. Monographie.) 4°. Leipzig 1882. p. 184.

Nasse, D.: Beiträge zur Anatomie der Tubificiden. Diss. inaug. 4°. Bonn 1882. p. 26.

Rössler, Rich.: Beiträge zur Anatomie der Phalangiden. — Appendix: Über zwei neue Gregarinenformen. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. 1882. Heft 4 p. 700 Taf. XLII Fig. 21—22.

Schneider, Aimé (1): Sur le développement des Grégarines et Coccidies. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 95. 1882. p. 47—48.

Schneider, Aimé (2): Seconde contribution à l'étude des Grégarines. in: Arch. de Zool. expér. T. X. 1882. p. 423—450 pl. XIII et 1 (6) fig. dans le texte.

*Vejdovsky, F.: Tierische Organismen der Brunnenwässer von Prag. 4°. Prag 1882. p. 46.

1883. Brass, Arnold: Biologische Studien. I. Die Organisation der tierischen Zelle. Heft 1. 8°. Halle 1883.

*Korhler, René: Recherches sur les Échinides des Côtes de Provence. (Annales du Mus. d'hist. nat. Marseille. Zoologie. T. I. Mém. No. 3.) 4°. Marseille 1883. p. 13.

Schneider, Aimé (1): Ophryocystis Bütschlii n. sp. in: Compt. rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 96. 1883. p. 1378. — Auch in: Journ. de Micrographie. VII. Année p. 324.

Schneider, Aimé (2): Développement du Stylorhynchus. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 97. 1883. p. 1151.

1884. Balbiani, G.: Leçons sur les Sporozoaires. 8°. Paris 1884. p. 1—68 av. fig. 1—18 dans le texte et pl. I—II.

Brass, Arnold: Biologische Studien. I. Die Organisation der tierischen Zelle. Heft 2. 8°. Halle 1884. p. 103—105.

*Giard, Alfred: Note sur un nouveau groupe de Protozoaires parasites des Annélides et sur quelques points de l'histoire des Grégarines. in: Assoc. franç. pour l'avancem. des Sci. T. XIII. 1884. (Congrès de Blois.) p. 192. [Zitiert nach Giard 1896.]

Gruber, Aug.: Über Kern und Kernteilung bei den Protozoen. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL. 1884. p. 121—153 Taf. VIII—IX.

Kunstler, J.: Sur une forme aberrante du phylum Sporozoa. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 98. 1884. p. 633—634. — Auch in: Journ. de Micrographie. T. VIII p. 240.

Lang, Arn.: Die Polykladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, XI. Monographie.) Fol. Leipzig 1884. p. 518 und 641 Taf. XVI Fig. 15.

Schneider, Aimé (1): Sur le développement du Stylorhynchus longicollis. in: Arch. de Zool. expér. 2. Sér. T. II. 1884. p. 1—36 pl. I.

Schneider, Aimé (2): Ophryocystis Bütschlii, Sporozoaire d'un nouveau type. in: Arch. de Zool. expér. 2. Ser. T. II. 1884. p. 111—126 pl. VI.

1885. Bütschli, O. (1): Bemerkungen zu der Schrift des Herrn Arnold Brass „Die Organisation der tierischen Zelle" (I. u. II. Teil). in: Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1885. Heft 2 p. 229—242.

Bütschli, O. (2): Bemerkungen über einen dem Glykogen verwandten Körper in den Gregarinen. in: Zeitschr. f. Biologie. Bd XXI. 1885. p. 603—612.

Frenzel, Joh.: Über einige in Seetieren lebende Gregarinen. in: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIV. 1885. p. 545—588 Taf. 25—26.

Greeff, Rich.: Über die pelagische Fauna an den Küsten der Guineainseln. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLII Heft 3. 1885. p. 452 Taf. XIV Fig. 35.

Lankester, E. Ray: Protozoa. — Gregarinidea. in: Encyclopaedia Britannica. Vol. XIX. 1885. p. 853—854 with 3 (75) fig.

Ruschhaupt, G.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der monocystiden Gregarinen aus dem Testiculus des Lumbricus agricola. in: Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. 1885. p. 713—750 Taf. 22. — Auch apart als Inaug.-Diss.

Schneider, Aimé (1): Ophryocystis Francisci. in: Tablettes zoologiques. T. I fasc. ½. 1885. p. 1—3 pl. I.

Schneider, Aimé (2): Études sur le développement des Grégarines. in: Tablettes zoologiques. T. I fasc. ½. 1885. p. 10—24 pl. IV—IX.

Schneider, Aimé (3): Grégarines nouvelles ou peu connues. in: Tablettes zoologiques. T. I fasc. ½. 1885. p. 25—30 pl. X—XI.

Witlaczil, Emanuel: Neozygitis aphidis, eine neue Gregarinide. in: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 24. 1885. p. 599—603 Taf. XXVII. B.

*1886. Giard, A.: Synopsis de la Faune marine de la France septentrionale (Suite). in: Bull. scientif. du dép. du Nord. 2. serie T. IX. 1886. No. 4/5 p. 190.

Maupas, E.: Sur les granules amylacés du cytosome des Grégarines. in: Compt. Rend. de l'Acad. des sci. Paris. T. 102. 1886. No. 2 p. 120—123.

*Parona, Corrado: Protisti parassiti nella Ciona intestinalis L. del porto di Genova. in: Atti d. Soc. Ital. di Sci. nat. Vol. XXIX. 1886 11 pgg. 1 tav. — Auch in: Journ. de Micrographie. X. Année. 1886. p. 496—501 av. 1 pl.

Plate, Ludw.: Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des Gammarus pulex lebenden Ektoparasiten. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII Heft 2. 1886. p. 235—238.

*Roboz, Soltán: ..... in: Értek. Term. Magyar Akad. vol. XVI. 1886. p. 1—34 Taf. 1—2.

*Roboz, Soltán: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. in: Math. u. naturwiss. Ber. aus Ungarn. Bd. IV. 1886. p. 146—147.

Schneider, Aimé (1): Études sur le développement des Grégarines. in: Tablettes zoologiques. T. I fasc. $^3/_4$. 1886. p. 81 pl. XVIII.

Schneider, Aimé (2): Grégarines nouvelles ou peu connues. in: Tablettes zoologiques. T. I fasc. $^3/_4$. 1886. p. 90—103 pl. XXIII—XXVIII.

Schneider, Aimé (3): Un mot à Mr. Ruschhaupt et conférence sur la parenté des Coccidies et des Grégarines. in: Tablettes zoologiques. T. I fasc. $^3/_4$. 1886. p. 104—120 pl. XXIX.

*1887. Henneguy, L. F.: Formation des spores de la grégarine du lombric. in: Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. 8. sér. T. IV. 1887. p. 439—442.

Kunstler, J.: Diplocystis Schneideri (nov. gen. nov. sp.). in: Tablettes zoologiques. T. II fasc. 1. 1887. p. 25—66 pl. IX.

Schneider, Aimé: Grégarines nouvelles ou peu connues. in: Tablettes zoologiques. T. II fasc. 1. 1887. p. 67—85 pl. X u. X^{bis}

*1888. Beddard, Frank E.: Note on a new Gregarine. in: Proceed. of the Zool. Soc. London. 1888. p. 355—358.

*Gruber, Aug.: Enumerazione dei Protozoi raccolti nel porto di Genova. in: Ann. Mus. Civ. Storia natur. Genova. 2 ser. Vol. V. 1888. p. 535—553.

*Henneguy, F.: Formation des spores de la Grégarine du Lombric. in: Annal. de Micrographie. T. I. 1888. p. 97—107.

1889. Balbiani, E. G.: Sur trois entophytes nouveaux du tube digestif des Myriapodes. in: Journ. de l'Anat. et d. l. Physiol. 25. Année. 1889. p. 41—42 pl. II fig. 34.

Beddard, Frank E.: On a new Sporozoon from the vesiculae seminales of Perichaeta. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. IV. 1889. Heft 4 p. 781—792 Taf. 22.

Leidy, Jos.: On several Gregarines, and a singular mode of conjugation of one of them. in: Proceed. of the Acad. of Nat. Sci. Philadelphia 1889. p. 9—11 with 4 fig.

Mingazzini, Pio (1): Contribuio alla conoscenza delle gregarine. in: Rend. d. R. Accad. d. Lincei Roma. 4. ser. Vol. V. 1889. 2. sem. p. 234—239 con 3 fig.

Mingazzini, Pio (2): Ricerche sulle Didymophyidae. in: Rend. d. R. Accad. d. Lincei Roma. 4. ser. Vol. V. 1889. 2. sem. p. 365—368 con 4 fig.

*Vejdovsky: ..... in: Rev. biolog. d. Nord d. l. France. T. I p. 123 pl. II fig. 13.

*1890. Danielssen, D. C.: Actinida. (Norske Nordhavs-Expedition. XIX.) 4°. Christiania 1890. p. 133 pl. XXV fig. 1—3.

*Leidy, Jos.: Sur plusieurs Grégarines et un singulier mode de conjugaison de l'une d'elles. in: Journ. de Micrographie. T. XIII. 1890. p. 529—530.

Minoazzini, Pio: La parentela dei Coccidi colle Gregarine. in: Boll. d. Soc. d. Naturalisti Napoli. Ser. I Anno 4 Vol. IV. 1890. fasc. 2 p. 151—159 con 7 fig.

Nussbaum, M: Anatomische Studien an kalifornischen Cirripedien. 4°. Bonn 1890. p. 56–77 Taf. XI Fig. 18—22.

Pfeiffer, L. (1): Unsere heutige Kenntnis von den pathogenen Protozoen. in: Zentralbl. f. Bakter. etc. Bd. VIII. 1890. p. 765—767.

Pfeiffer, L. (2): Die Protozoen als Krankheitserreger. 8°. Jena 1890, p. 19—20.

*1891. Cuénot, L.: Protozoaires commensaux et parasites des Échinodermes. Note préliminaire. in: Rev. biolog. d. Nord d. l. France. T. III p. 285—300.

Frenzel, Joh. (1): Über die primitiven Ortsbewegungen der Organismen. in: Biol. Zentralbl. Bd. XI. 1891. p. 464—474.

Frenzel, Joh. (2): Über die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Tiere. in: Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. 50. 1891. Heft 3/4 p. 192—193.

Frenzel, Joh. (3): Die Verdauung lebenden Gewebes und die Darmparasiten. in: Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abtlg. Jahrg. 1891. p. 298.

Mingazzini, Pio (1): Sulla distribuzione delle gregarine policistidee. in: Rend. d. R. Accad. d. Lincei Roma. 4. ser. Vol. VII. 1891. 1. sem. p. 234—237 con 2 fig.

Mingazzini, Pio (2): Gregarine monocistidee nuove o poco conosciute del golfo di Napoli. Ibid. p. 467—474.

Mingazzini, Pio (3): Gregarine monocistidee nuove o poco conosciute del golfo di Napoli. in: Rend. d. R. Accad. d. Lincei. 4. ser. Vol. VII. 1891. 2. sem. p. 229—235.

Mingazzini, Pio (4): Le gregarine delle Olothurie. Ibid. p. 313—319.

Mingazzini, Pio (5): Le gregarine monocistidee dei Tunicati e della Capitella. Ibid. p. 407—414.

Pfeiffer, L.: Die Protozoen als Krankheitserreger. 2. sehr erweiterte Auflage. 8°. Jena 1891. p. 24—44 Fig. 2—11.

Schmeil, Otto: Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Süßwassercopepoden Deutschlands mit besonderer Berücksichtigung der Cyclopiden. in: Zeitschr. f. Naturw. (Halle). Bd. LXIV. 1892. Heft 1/2. (Auch apart als Inaug.-Diss. Leipzig 1891.) p. 19.

Solger, Bernh.: Notiz über eine im Darmkanal von Balanus improvisus Darw. (var. grypbicus Muenter) lebende Gregarine. in: Mitteilg. a. d. naturw. Vereine von Neuvorpommern u. Rügen in Greifswald. XXII. Jahrg. (1900) 1901. p. 99—102, 1 Fig.

Wolters, Max: Die Konjugation und Sporenbildung bei Gregarinen. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891. p. 99—138 Taf. V—VIII.

1892. Frenzel, Joh.: Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. Über einige argentinische Gregarinen. Ein Beitrag zur Organisation und Physiologie der Gregarinen überhaupt. in: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXVII. 1892. p. 233—336 Taf. VIII.

Léger, Louis: Recherches sur les Grégarines. In: Tablettes zoologiques. T. III. 1892. p. 1—182 pl. I—XXII.

Mingazzini, Pio (1): Classificazione dei Coccidi e delle Gregarine. In: Rend. d. R. Accad. d. Lincei. Roma. 5. sér. Vol. I. 1892. 1. sem. p. 68—75.

Mingazzini, Pio (2): Nuove specie di Sporozoi. Ibid. p. 396–402.

*Mrázek, Al.: O tak zvané Monocystis tenax Stein. in: Věstnik kral. české společn. nauk. 1892. p. 591—596. 4 Fig. [Czechisch.]

Schneider, Aimé: Sur le genre Pileocephalus. in: Tablettes zoologiques. T. II fasc. 3/4. 1892. p. 199—207 pl. 31—32.

1893. Bürger, Otto: Südgeorgische und andere exotische Nemertinen. in: Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. VII Heft 2. 1893. p. 208—209 Taf. 9 Fig. 17 und 17 a.

*Cuénot, L.: Commensaux et parasites des Echinodermes. 2. Note. in: Rev. biolog. d. Nord d. l. France. T. V. 1893. p. 1—22 pl. I.

Léger, Louis (1): L'évolution des Grégarines intestinales des Vers marins. in: Compt. rend de l'Acad. des Sci. Paris. T. 116. 1893. p. 204—206.

Léger, Louis (2): The Development of the intestinal Gregarines of Marine Worms. in: Ann. and Mag. of Nat. Hist. 6. ser. Vol. XI. 1893. p. 339—340.

Léger, Louis (3): Sur une nouvelle Grégarine terrestre des larves de Mélolontbides de Provence. in: Compt. rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 117. 1893. p. 129—131.

Léger, Louis (4): Sur une Gregarine nouvelle des Acridiens d'Algérie. Ibid. p. 811—813.

Marshall, Will. Stanley: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. in: Arch. f. Naturg. 59. Jahrg. 1893. Bd. I. Heft 1. p. 25—44 Taf. II.

Minchin, E. A.: Observations on the Gregarines of Holothurians. in: Quarterly Journ. of micr. Sci. 2 ser. Vol. XXXIV. 1893. p. 279—310 pl. 27—28.

*Mingazzini, Pio: Contributo alla conoscenza degli Sporozoi. in: Ricerche fatte nel Lab. di Anat. norm. d. R. Univ. Roma ed in altri Labor. biol. Vol. III. 1893. p. 31—85 tav. I—III.

*Pfeiffer, L.: Untersuchungen über den Krebs. Die Zellerkrankungen und die Geschwulstbildungen durch Sporozoen. 8°. Jena 1893. p. 5—11.

Pollard, E. C.: A new Sporozoon in Amphioxus. in: Quart. Journ. of micr. Sci. 2 ser. Vol. XXXIV. 1893. p. 311—316 pl. 29.

Rhumbler, L.: Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und in den Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nukleolen). Eine Theorie zur Erklärung der verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56 1893. Heft 2 p. 328—364 Taf. XVIII.

Spengel, J. W.: Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XVIII. Monogr.) 4°. Berlin 1893. p. 755—756 Taf. IX Fig. 37a—37c, Taf. XVII Fig. 34.

*1894. Bargoni, Ettore: Di un Foraminifero parassita nelle Salpe (Salpicola amylacea n. g., n. sp.) e considerazioni sui corpuscoli amilacei dei Protozoi superiori. in: Ricerche fatte nel Labor. di Anat. norm. d. R. Univ. Roma ed in altri Labor. biolog. Vol. IV. 1894. p. 44.

Bosanquet, Wm. Cecil: Notes on a Gregarine of the Earthworm (Lumbricus herculeus). in: Quarterly Journ. of micr. Sci. 2. ser. Vol. XXXVI. 1894. p. 421—433 pl. XXXI.

Cuénot, L.: Défense de l'organisme contre les parasites chez les Insectes. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 119 p. 806—808.

*Fuhrmann, Otto: Die Turbellarien der Umgebung von Basel. in: Rev. Suisse de Zool. Vol. II. Genève 1894. p. 223 u. 241. Zitiert nach Graff (1903).

Haeckel, Ernst: Systematische Phylogenie. Entwurf eines natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. I. Teil. Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. 8°. Berlin 1894. p. 154—156.

Johansen, Herm.: Actinocephalus Goronowitschi, eine anscheinend neue Gregarinenform. in: Zool. Anz. XVII. Jahrg. 1894. No. 445 p. 140—145. 4 Fig.

Léger, Louis: Sur une nouvelle Grégarine de la famille des Dactylophorides, parasite des Géophiles. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 118. 1894. p. 1285—1288.

Ritter, Will. E.: Tunicata of the Pacific Coast of North America. I. Perophora annectens n. sp. in: Proceed. of the California Acad. of Sci. 2. ser. Vol. IV Part. 1. 1894. p. 69—71.

Schewiakoff, W.: Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58 Heft 2. 1894. p. 340—354 Taf. 20—21.

*1895. Bolsius, H.: ..... in: Ann. d. l. Soc. (scientif.?) d. Bruxelles. vol. 19. 1895. p. 1—4 pl. 1. (Zitiert nach Labbé 1899; vgl. auch Bolsius 1896.)

Clarke, J. Jackson: Observations on various Sporozoa. in: Qnarterly Journ. of micr. Sci. 2. ser. Vol. XXXVII. 1895. p. 285—302 pl. 31—33.

Cuénot, L.: Études physiologiqnes sur les Orthoptères. in: Arch. de Biol. T. XIV. 1895. p. 321—323 n. 330—331.

Eisen, Gust.: On the varions stages of development of Spermatobium n. g., with notes on other parasitic Sporozoa. in: Proceed. of the California Acad. of Sci. 2. ser. Vol. V. 1895. p. 1—32 pl. I.

Le Dantec, P. et Bérard, L.: Les Sporozoaires et particulièrement les Coccidies pathogènes. 8°. Paris (obne Jahr, Vorwort datiert: 31 octobre 1895). p. 50—80, av. fig. 1—8.

Lühe, Max: Über die Ortsbewegungen der Diatomeen und Gregarinen. in: Schriften der Physik.-ökonom. Gesellsch. Königsberg. XXXV. Jahrg. 1895. Sitz.-Ber. p. [40]—[42].

Pfeiffer, L.: Die Protozoen als Krankheitserreger. Nachträge. 8°. Jena 1895. p. 60 Fig. 34.

*1896. Bolsius, H.: Un parasite de la „Glossiphonia sexoculata". in: Mem. d. l. Pontif. Accad. d. Nnovi Lincei Rome. Vol. XI. 1896. 5 pp. 1 pl. [Zitiert nach Castle 1900.]

Delage, Yves et Hérouard, Éd.: Traité de Zoologie concrète, T. I. La cellule et les Protozoaires. 8°. Paris 1896.

Giard, Alfred: Exposé des titres et travaux scientifiques. 4°. Paris 1896. p. 41—45.

Léger, Louis (1): Sur l'origine dn plasmodium et des cristaux dans le Lithocystis, in: Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. 10. sér. T. III. 1896. p. 887—889.

Léger, Louis (2): L'évolntion du Lithocystis Schneideri, parasite de l'Echinocardium cordatum. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 123. 1896. p. 702—705.

Léger, Louis (3): Nonvelles recherches sur les Polycystidées parasites des Arthropodes terrestres. in: Annales d. l. Facnlté des Sci. Marseille. T. VI fasc. 3. 1896. 4°. 54 p. 2 Taf.

von Wasielewski, Th.: Sporozoenknnde. 8°. Jena 1896. p. 8—36 Fig. 1—27

1897. Caullery, Maur. et Mesnil, Félix (1): Snr un type nouveau (Metchnikovella n. g.) d'organismes parasites des Grégarines. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Scl. Paris. T. 125. 1897. p. 787—790 av. 10 fig. Auch in: Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. 10. sér. T. IV. 1897. p. 960—962.

Caullery, M. et Mesnil, F. (2): Snr trois Sporozoaires de la Capitella capitata O. Faba. in: Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. 10. sér. T. IV. 1897. p. 1005—1008

Cuénot, L. (1): Évolution des Gregarines cœlomiques dn Grillon domestique. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 125. 1897. p. 52—54.

Cuénot, L. (2): Double emploi dn nom dn genre Diplocystis parmi les Sporozoaires. in: Zool. Anz. Bd. XX. 1897. Nr. 534 p. 209—210.

Cuénot, L. (3): L'épnration nucléaire au débnt de l'ontogenèse. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 125. 1897. p. 190—193.

*Graviea, Charles: Recherches snr les Phyllodociens. in: Bull. scientif. d. l. France et d. l. Belgiqne. T. 29. 1897. p. 307 pl. 23 fig. 18—19.

Labbé, A. et Racovitza, E. G.: Pterospora maldaneornm, n. g. n. sp., grégarine nonvelle parasite des maldaniens. in: Bull. d. l. Soc. zoolog. de France. T. XXII. 1897. No. 2—4 p. 92—97 av. 4 fig.

Léger, Louis (1): Contribntion à la connaissance des sporozoaires parasites des Echinodermes. — Etude sur le Lithocystis Schneideri. in Bull. scientif. d. l. France et d. l. Belgiqne. T. XXX. 1897. p. 240—264 pl. XI—XIII.

Léger, Louis (2): Étnde sur les Coccidies: Évolutiou. — Rélatiou avec les Grégariues. — Classificatiou. in: Bull. scientif. d. l. France et d. l. Belgiqne. T. 31. 1897. p. 1—22 pl. I.

Mesnil, Félix et Caullery, Maur. siehe Caullery, M. et Mesnil, F.

Porter, James F. (1): Two new Gregarinida. in: Jonrn. of Morphology, Vol. XIV No. 1. 1897. p. 1—20 pl. I—III.

Porter, James F. (2): Trichonympha and other parasites of Termes flavipes. In: Bull. of the Mns. of compar. Zool. Harvard College Cambridge. Vol. XXXI. 1897. p. 65—66 pl. 73—76.

Ross, Ronald: On Some Peculiar Pigmeuted Cells Found in Two Mosquitos Fed on Malarial Blood. in: British Med. Journ. 1897. Vol. II p. 1786.

1898. Caullery, Maur. et Mesnil, Félix (1): Snr une Grégarine cœlomique présentant, daus son cycle évolutif, une phase de multiplication asporulée. in: Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. 10. sér. T. V. 1898. p. 65—68. Auch in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 126. 1898. p. 262—264.

Caullery, Maua. et Mesnil, Félix (2): Snr un Sporozoaire aberraut (Siedlèckia u. g.). in: Compt. rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. 10. sér. T. V. 1898. p. 1093—1095 av. 6 fig.

Krsmanović, K.: Beitrag zur Anatomie der Landplanarien. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXV. 1898. p. 208 Taf. VIII Fig. 14.

Ross, Ronald: Report on a preliminary investigation into Malaria in the Sigur Ghat, Ootacamnud. in: Indian Medical Gazette. Vol. 33. 1898. No. 4—5 p. 8 des Sonderabdruckes.

1899. Caullery, Maur. et Mesnil, Félix (1): Snr les parasites internes des Annélides Polychètes, en particulier de celles de la Manche. in: Compt.

Rend. de l'Assoc. Française ponr l'Avancement des Sciences. 1899. p. 491—496.

Caullery, Maur. et Mesnil, Félix (2): Snr qnelqnes parasites internes des Annélides. in: Trav. d. l. Stat. Zool. Wimereux. T. VII. (Miscellanées biologiques dédiées an Prof. A. Giard à l'occasion du 25. anniversaire d. l. fondation d. l. Stat. zool. Wimereux.) Paris 1899. p. 80—99 et 593—594 pl. VII.

Caullery, Maur. et Mesnil, Félix (3): Snr l'évolntion d'nn gronpe de Grégarines à aspect nématoïde, parasite des Annélides marines. in: Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. T. LI [11 sér. T. I]. 1899. p. 7—8.

Cuénot, L.: Snr la prétendne conjngaison des Grégarines. in: Bibliogr. Anatom. T. VII. 1899. fasc. 2 p. 70—74 av. 5 fig.

v. Graff, Ludwig: Monographie der Tnrbellarien. II. Tricladidea terricola (Landplanarien). Fol. Leipzig 1899. p. 250—252 Taf. XXVI Fig. 8, Taf. XXVII Fig. 11, Taf. XXX Fig. 1 n. 9, Taf. L Fig. 14—15.

* Hagenmüller, Paul: Bibliographie générale et spéciale des travaux concernant les Sporozoaires parus antérienrement an 1er janvier 1899. In: Ann. dn Mns. d'Hist. nat. Marseille. 2. sér. T. I. 1899.

Labbé, A.: Sporozoa. (Das Tierreich, 5. Liefg.) 8°. Berlin 1899. p. 4—51.

Léger, Louis (1): Qnelqnes types nonveaux de Dactylophorides de la région méditerranée. in: Trav. d. l. Stat. zool. Wimereux. T. VII. (Miscellanées biologiqnes dédiées an Prof. A. Giard à l'occasion du 25. anniversaire d. l. fondation d. l. Stat. zool. Wimerenx.) Paris 1899. p. 390—395, 624 pl. XXIV.

Léger, Louis (2): Sur les Grégarines des Diptères et description d'une espèce nonvelle de l'intestin des larves de Tanypes. in: Ann. d. l. Soc. entomol. d. France. Vol. 68. 1899. p. 526—533 av. 2 fig.

Léger, L. et Dubosq, O.: Notes biologiques snr les grillons. — III. Grégarina Davini n. sp. in: Arch. de Zool. expér. Sér. 3 T. VII. 1899. Notes et Revne. No. 3 p. XXXVIII—XL av. 1 fig.

Mesnil, Félix: Essai sur la classification et l'origine des Sporozoaires. gr. 8°. 17 p. Extr. d. Cinqnantenaire d. l. Soc. d. Biol. Paris. Vol. jnbilaire. 1899.

Montgomery, Th. H.: Comparative Cytological Stndies, with Especial Regard to the Morphology of the Nncleolns. B. Protozoa. in: Jonrn. of Morphology. Vol. XV. 1899. p. 402—410 No. 563 pl. 21 fig. 1—35.

Mrázek, A.: Stndia o Sporozoích. I. Dèleni jaderné a sporulace u Gregarin. [Studien an Sporozoen. I. Kernteilnng nnd Sporulation bei den Gregarinen.] 8°. 9 p. 6 fig. Prag 1899. (Věstnik kral. české společnosti nauk, Tř. math.-přirod. 1899. No. 25.) [Czechisch.]

Siedlecki, Mich.: Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae R. Lank. in: Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakan. 1899. p. 515—537 mit 2 [erst später in 1900 erschienenen] Tafeln.

1900. Castle, W. E.: Some North American Fresh-Water Rhynchobdellidae, and their Parasites. — VI. Parasites. in: Bull. of the Mns. of compar. Zool. Harvard College Cambridge. Vol. XXXVI. 1900. p. 60—61.

Caullery, Maur. et Mesnil, Félix: Sur nn mode particnlier de division nncléaire chez les Grégarines. in: Arch. d'Anat. micr. T. III. 1900. fasc. 2—3 p. 146—147 pl. IX.

Laveran, A. et Mesnil, F.: Sur quelques particularités de l'évolution d'une Grégarine et la réaction de la cellule hôte. in: Compt. rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. T. LII. 1900. No. 21 p. 554–557 av. 9 fig.

Léger, Louis (1): Sur un nouveau Sporozoaire des larves de Diptères. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 131. 1900. p. 761–763. — Auch in: Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. T. LII. 1900. No. 32 p. 868–870.

Léger, Louis (2): La reproduction sexuée chez les Ophryocystis. in: Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. T. LII. 1900. No. 34 p. 927–930. — Diskussion: Mesnil. Ibidem p. 930. — Ohne Diskussion auch in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 131. 1900. p. 761–763.

Léger, L. et Duboscq, O. (1): Les Grégarines et l'épithélium intestinal. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 131. 1900. No. 23 p. 1566–1568.

Léger, L. et Duboscq, O. (2): Notes biologiques sur les grillons. — IV. Sécrétion intestinale. in: Arch. de Zool. expér. 3. sér. T. VIII. 1900. Notes et Revue. No. 4 p. XLIX–LVI av. 1 (19) fig.

Léger, L. et Hagenmüller, P.: Sur la morphologie et l'évolution de l'Ophryocystis schneideri n. sp. in: Arch. de Zool. expér. Sér. 3 T. VIII. 1900. Notes et Revue. No. 3 p. XL–XLV av. 2 fig.

Lühe, Max: Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. — III. Die Fortpflanzung der Gregarinen sowie der Myxosporidien und verwandter Sporozoenformen. System der Sporozoen. in: Centralbl. f. Bakter. Bd. XXVIII. 1900. No. 6/7 p. 205–209; No. 8/9 p. 258–261 Fig. 1–3; No. 12/13 p. 385–389. (Erweiterte Sonderausgabe. 8°. Jena 1900. p. 71–76, 95–96 Fig. 26–28.)

de Magalhães, P. S.: Notes d'helminthologie brasilienne. — 10. Matériaux pour servir à l'histoire de la flore et de la faune parasitaire de la Periplaneta americana Fabricius. in: Arch. d. Parasit. T. III. 1900. No. 1 p. 38–45 fig. 2–5.

Pütter, A.: Studien über Thigmotaxis bei Protisten. in: Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abtlg., Supplement. 1900. p. 290–294.

Schaudinn, Fritz: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. in: Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XIII Heft 2. 1900. p. 197–292 Taf. 13–16.

Siedlecki, Mich.: Siehe unter 1899.

1901. Calkins, G. N.: The Protozoa (Columbia University Biological Series vol. VI). 8°. New York 1901.

Caullery, Maur. et Mesnil, Félix: Le parasitisme intracellulaire et la multiplication asexuée des grégarines. in: Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. T. LIII. 1901. No. 4 p. 84–87.

*Cecconi, Giac.: Intorno alla sporulazione della Monocystis agilis Stein in: Bull. Soc. Bot. Ital. 1901. p. 132–135.

Cénot, L.: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. in: Arch. de Biologie. T. XVII fasc. 4. 1901. p. 581–652 pl. 18–21.

Doflein, Fr.: Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt. 8°. Jena 1901. p. 160–175 Fig. 118a–136.

Lang, Arn.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. umgearb. Aufl. 2. Liefg. (Bd. I 1. Abtlg.): Protozoa. 8°. Jena 1901.

Léger, Louis (1): Sur une Grégarine nouvelle parasite des Pinnothères des Moules. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. 132. 1901. No. 22 p. 1343—1346 avec 7 fig.

Léger, Louis (2): Sur la morphologie des éléments sexuels chez les Grégarines Stylorhynchides. Ibid. No. 23 p. 1431—1433 av. 4 fig.

Léger, Louis (3): Les éléments sexuels et la copulation chez les Stylorhynchus. Ibidem T. 133 1901. No. 9 p. 414—417.

Léger, L. et Duboscq, O.: Sur les premiers stades du développement de quelques Polycystidées. Ibidem No. 10 p. 439—441.

Siedlecki, Mich. (1): Sur les rapports des Grégarines avec l'épithélium intestinal. in: Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris. T. LIII. 1901. no. 4 p. 81—83.

Siedlecki, Mich. (2): Contribution à l'étude des changements cellulaires provoqués par les Grégarines. in: Arch. d'Anatom. micr. T. IV. 1901. fasc. 4 p. 87—100 av. 9 fig.

*1902. Berndt, A. (1): Beitrag zur Kenntnis der im Darme der Larve von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen. Inaug.-Diss. 8°. 31 p. Berlin 1902.

Berndt, A. (2): Beitrag zur Kenntnis der im Darme der Larve von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen. in: Arch. f. Protistenkunde. Bd. I. 1902. Heft 3 p. 375—420 Taf. 11—13.

Blanchard, L. F.: Grégarine cœlomique chez un coléoptère. in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. CXXXV. 1902. No. 24 p. 1123—1124.

*Cecconi, J.: De la sporulation de la Monocystis agilis Stein. in: Arch. d'Anat. micr. T. V. 1902. p. 122—140 pl. 5.

Crawley, Howard: The Progressiv Movement of Gregarines. in: Proceed. of the Acad. of Nat. Sci. Philadelphia. January 1902. p. 4—20 pl. I—II.

Doflein, Fr.: Das System der Protozoen. in: Arch. f. Protistenkunde. Bd. I. 1902. Heft 1 p. 169—192.

Johnson, Herbert P.: A New Sporozoon Parasite of Anopheles. in: Journ. of Medical Research. Vol. VII. Boston 1902. No. 2 p. 213—219 pl. XIV.

Lankester, E. Ray: On a Convenient Terminology for the Various Stages of the Malarial Parasite. in: Proceed Royal Society London, Vol. LXX. 1902. No. 460 p. 74—79; abgedruckt in: Nature. Vol. LIV. 1902. No. 1691 p. 499—501; sowie in: Brit. med. Journ. 1902. Vol. I No. 2150 p. 652—653; ferner in: Reports to the Malaria Committee, Royal Society, London, VII. Series. 1902. p. 47—52.

Léger, Louis: Note sur le développement des éléments sexuels et la fécondation chez le Stylorhynchus longicollis F. St. in: Arch. de Zool. expér. 3. sér. T. X. 1902. Notes et Revue. Nos. 4 et 5 p. LXIV—LXXIV av. 11 fig.

Léger, L. et Duboscq, O. (1): Les éléments sexuels et la fécondation chez les Pterocephalus in: Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris. T. CXXXIV. 1902. No. 20 p. 1152—1154.

Léger, L. et Duboscq, O. (2): Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques Arthropodes. in: Arch. de Zool. expér. 3. sér. T. X. 1902. Notes et Revue. No. 3 p XXXVI—XLII.

Léger, L. et Duboscq, O. (3): Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. in: Arch. de Parasitol. T. VI. 1902. No. 3 p. 377—473 av. 18 fig. dans le texte et pl. II—VI.

Müller, Jos.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Bipaliiden. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 73 Heft 1. 1902. p. 110—111 Taf. V Fig. 2—2 b.

Prowazek, S.: Zur Entwicklung der Gregarinen. in: Arch. f. Protistenkunde. Bd. I. 1902. Heft 2 p. 297—305 Taf. 9.

Schaudinn, Fritz: Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax (Grassi u. Feletti), der Erreger des Tertianfiebers beim Menschen. in: Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte. Bd. XIX Heft 2. 1902. p. 169—250 Taf. IV—VI.

Schmidt, A. Th.: Zur Kenntnis der Trikladenaugen und der Anatomie von Polycladus gayi. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXII Heft 4. 1902. p. 562 Taf. XXXIII Fig. 9.

1903. *Busson, Br.: Über einige Landplanarien. in: Sitz-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl. Bd. CXII Abt. I. 1903. p. 52.

Calkins, Gary N.: The Protozoan Nucleus. in: Arch. f. Protistenk. Bd. II. 1903. Heft 2 p. 213—237.

Crawley, Howard (1): List of the Polycystid Gregarines of the United States. in: Proceed. of the Acad. of Sci. Philadelphia. January 1903. p. 41—58 pl. I—III.

Crawley, Howard (2): The Polycystid Gregarines of the United States. (Second Contribution.) Ibid. October 1903. p. 632—644 pl. XXX.

Doflein, F. u. v. Prowazek, S.: Die pathogenen Protozoen (mit Ausnahme der Hämosporidien). in: Handbuch d. pathogen. Mikroorganismen von Kolle u. Wassermann. 11.—12. Liefg. 1. Bd. p. 954—959. Jena 1903.

Dorner, Georg: Darstellung der Turbellarienfauna der Binnengewässer Ostpreußens. in: Schriften d. physik.-ökonom. Gesellsch. Königsberg i. Pr. Jahrg. XLIII. 1902 (erschienen April 1903, also erheblich später als das nach einem Sonderabdruck gefertigte Referat im Zool. Zentrbl. Jahrg. IX. 1902. No. 16/17 p. 499) p. 49—50.

Drzewecki, W.: Über vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen des Regenwurmhodens. in: Arch. f. Protistenk. Bd. III. 1903. Heft 3 p. 107—125 Taf. IX—X.

v. Graff, L.: Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. (Festschrift d. k. k. Karl-Franzens-Universität in Graz für das Jahr 1902.) 4°. Graz 1903. p. 23 u. 59—62 Taf. III Fig. 27.

Léger, L. et Duboscq, O. (1): Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs Parasites. — V. Grégarines nouvelles. in: Arch. de Zool. expér. IV. sér. T. I. 1903. No. 3 p. 333—342 fig. 15—22.

Léger, L. et Duboscq, O. (2): Note sur le développement des Grégarines Stylorhynchides et Sténophorides. Ibid. Notes et Revue. No. 6 p. LXXXIX—XCV av. 2 fig.

Léger, L. et Duboscq, O. (3): La reproduction sexuée chez Pterocephalus. Ibid. Notes et Revue. No. 9 p. CXLI—CXLVII av. 11 fig.

Léger, L. et Duboscq, O. (4): Aggregata vagans n. sp. Grégarine gymnosporée parasite des Pagures. Ibid. p. CXLVII—CLI av. 6 fig.

Digitized by Google

Léger, L. et Duboscq, O. (5): Note sur les Myriapodes de Corse et leurs Parasites. in: Compt. Rend. de l'Associat. Franç. pour l'Avancem. des Sci., Congrès de Montauban 1902 (Paris 1903) p. 705—714.

Lühe, M. (1): Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. in: Schriften d. phys.-ökonom. Gesellsch. Königsberg i. Pr. Jahrg. XLIII. 1902 (erschienen 1903). Sitz-Ber. p. [3]—[6].

Lühe, M. (2): Die Coccidienliteratur der letzten vier Jahre. in: Zoolog. Zentrbl. X. Jahrg. 1903. No. 18/19 p. 617—661.

Nusbaum, Józef: Über die geschlechtliche heterogame Fortpflanzung einer im Darmkanale von Henlea leptodera Vejd. schmarotzenden Gregarine — Schandinnella henleae mihi. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXV Heft 2. 1903. p. 281—307 Taf. XXII.

Prowazek, S.: Erwiderung auf den Artikel: „Über den Erreger der Krebsgeschwülste der Menschen und Säugetiere." in: No. 45 der Wien. kl. W. von L. Feinberg. 8°. 6 p. S.-A. a. Wien. klin. Wochenschr. 1903. No. 48.

Riggenbach, Emanuel: Die Selbstverstümmelung der Tiere. in: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XII. (1902) 1903. p. 786.

Siedlecki, Michel: Quelques observations sur le rôle des Amibocytes dans le cœlome d'un annélide. in: Ann. de l'Inst. Pasteur. T. XVII. 1903. No. 7 p. 449—462 pl. VIII—IX.

Autorenregister zum Literaturverzeichnis.

Balbiani, G. 1884, 1889.
Bargoni, E. 1894.
Beddard, F. E. 1888, 1889.
Berndt, A. 1902 (2).
Blanchard, L. F. 1902.
Bode, J. 1877.
Bolsius, H. 1895, 1896.
Bosanquet, W. C. 1894.
Brass, A. 1883, 1884.
Bruch, C. 1850.
Busson, Br. 1903.
Bürger, O. 1893.
Bütschli, O. 1881, 1882, 1885 (2).

Calkins, G. N. 1901, 1903.
Carus, J. V. 1857.
Carus, J. V. u. Gerstäcker, C. E. A. 1863.
Castle, W. E. 1900.
Caullery, M. u. Mesnil, F. 1897 (2), 1898 (2), 1899 (3), 1900, 1901.
Cavolini, F. 1787, 1792.
Cecconi, G. 1901, 1902.
Claparède, A. R. E. 1861, 1863.
Clarke, J. J. 1895.
Claus, C. 1863, 1879.
Crawley, H. 1902, 1903 (2).
Creplin, Fr. Chr. H. 1846.
Cuénot, L. 1891, 1893, 1894, 1895, 1897 (3), 1899, 1901.
Czerniawsky, V. 1881.

Danielssen, D. C. 1890.
Delage, Y. u. Hérouard, E. 1896.
Diesing, C. M. 1851, 1859.
Doflein, F. 1901, 1902.
Doflein, F. u. Prowazek, S. 1903.
Dornerr, G. 1903.
Drzewecki, W. 1903.
Dufour, L. 1826, 1828, 1833, 1837.
Dujardin, F. 1835, 1845.

Eisen, G. 1895.

Föttinger, A. 1879.
v. Frantzius, A. 1846, 1848.
Frenzel, J. 1885, 1891 (3), 1892.
Frey, H. u. Leuckart, R. 1847.
Fuhrmann, O. 1894.
Gabriel, B. 1876, 1877 (2), 1878, 1879, 1880 (2).
Gaede, H. M. 1815.
Giard, A. 1873, 1876 (2), 1877, 1878, 1884, 1886, 1896.

v. Graff, L. 1882, 1899, 1903.
Gravier, Ch. 1897.
Greeff, R. 1880, 1885.
Greene, J. R. 1859.
Gruber, A. 1884, 1888.

Haeckel, E. 1864, 1866, 1894.
Hagenmüller, P. 1899.
Hallez, P. 1879.
Hammerschmidt, C.E. 1838, 1847.
Henle, J. 1845.
Henneguy, L. F. 1887, 1888.
Huxley, Th. H. 1864.

Johansen, H. 1894.
Johnson, H. P. 1902.

Keferstein, W. 1869.
Koehler, R. 1883.
Kölliker, A. 1845, 1847, 1848, 1850, 1857.
Krsmanovic, K. 1898.
Küchenmeister, F. 1855.
Kunstler, J. 1884, 1887.

Labbé, A. 1899.
Labbé, A. u. Racovitza, E. G. 1897.
Lachmann, J. 1859.
Lang, A. 1884, 1901.
Lankester, E. R. 1863, 1866, 1872, 1873, 1882, 1885, 1902.
Laveran, A. u. Mesnil, F. 1900.
Le Dantec u. Bérard 1895.
Léger, L. 1892, 1893 (4), 1894, 1896 (3), 1897 (2), 1899 (2), 1900 (2), 1901 (3), 1902.
Léger, L. u. Dubosq, O. 1899, 1900 (2), 1901, 1902 (3), 1903 (5).
Léger, L. u. Hagenmüller, P. 1900.
Leidy, J. 1851, 1853, 1856, 1877, 1881, 1882, 1889, 1890.
Leuckart, R. 1852, 1855, 1861, 1879.
Leydig, F. 1851 (3), 1852, 1853, 1855, 1857.
Lieberkühn, N. 1854, 1855, 1858 (2), 1865 (2).
Lindemann, C. 1863, 1864 (2), 1865 (2).
Lühe, M. 1895, 1900, 1903 (2).

Mc Intosh, W. C. 1867, 1869, 1874.
de Magalhães, P. S. 1900.
Marshall, W. St. 1893.
Maupas, É. 1886.
Mayer, P. 1882.
Menge, A. 1845.
Mesnil, F. 1899.
Minchin, E. A. 1893.
Mingazzini, P. 1889 (2), 1890, 1891 (5), 1892 (2), 1893.
Montgomery, Th. H. 1899.
Morren, C. F. A. 1826.
Moseley, H. N. 1874 (2).
Mrazek, A. 1892, 1899.
Müller, Jos. 1902.

Nasse, D. 1882.
Nusbaum, D. 1903.
Nussbaum, M. 1890.

Oerstrd. A. S. 1842, 1845.

Parona, C. 1886.
Perrier, E. 1872, 1881.
Peyl, J. 1862.
Pfeiffer, L. 1890 (2), 1891, 1893, 1895.
Plate, L. 1886.
Pollard, E. C. 1893.
Porter, J. 1897 (2).
Prowazek, S. 1902, 1903.
Pütter, A. 1900.

Radkewistch, G. 1870.
Ramdohr, K. A. 1811.
Redi, F. 1708.
Rehberg, H. 1880.
Rhumbler, L. 1893.
Riggenbach, E. 1903.
Ritter, W. E. 1894.
Roboz, S. 1886 (2),
Ross, R 1897, 1898.
Rössler, R. 1882.
Rudolphi, C. A. 1810, 1819.
Ruschhaupt, G. 1885.

Sars, M. 1861.
Schaudinn, F. 1900, 1902.
Schewiakoff, W. 1894.
Schmeil, O. 1891.
Schmidt, Adolf 1854.
Schmidt, A. Th. 1902.
Schneider, Aimé 1873, 1875 (4), 1876, 1882 (2), 1883 (2), 1884 (2), 1885 (3), 1886 (3), 1887, 1892.
Schneider, Anton 1858.
Schultze, M. S. 1851.
v. Siebold, Th. 1837, 1839.
Siedlecki, M. 1899, 1901 (2), 1903.
Solger, B. 1891.
Spengel, J. W. 1893.
Stein, F. 1848, 1852, 1857, 1867.
Stuart, A. 1871.
Suriray 1833, 1836, 1837.

d'Udekem, J. 1856.
Uljanin, W. N. 1870.

Van Beneden, Éd. 1869, 1870 (2), 1871 (2), 1872 (5).
Van Beneden, P. J. 1861.
Vejdovsky, F. 1879, 1882, 1889.

Walter, G. 1858.
v. Wasielewsky, Th. 1896.
Witlaczil, E. 1885.
Wolters, M. 1891.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Konjugation von Paramaecium bursaria Focke.

Von

Clara Hamburger.

(Aus dem zoologischen Institut Heidelberg.)

(Hierzu Tafel VII—IX und 2 Textfiguren.)

In folgendem sollen die Ergebnisse einer im Sommer 1901 begonnenen und im Frühjahr und Sommer 1902 fortgesetzten Untersuchung der Konjugation von Paramaecium bursaria mitgeteilt werden. Meine Untersuchungen beschäftigten sich zunächst nur mit den Kernveränderungen während und nach der Konjugation, die in fast lückenloser Folge beobachtet wurden, wogegen ich die Bedingungen der Konjugation und andere hierher gehörige Fragen vorerst nur nebenbei berücksichtigte und eventuell später nochmals näher zu prüfen gedenke, da sie durch die Arbeiten von Calkins (02), Loisel (03) u. a. in neuerer Zeit wieder mehr in den Vordergrund des Interesses traten.

Seit der Veröffentlichung der großen Arbeit Maupas' über die Konjugation der Ciliaten im Jahre 1889, der eine erhebliche Anzahl vorläufiger Mitteilungen aus den Jahren 1886—88 voranging, ist die Konjugation der Ciliaten, und vor allem die der Paramaecien, über welche, etwa gleichzeitig mit der ausführlichen Arbeit Maupas', die bekannte Arbeit R. Hertwig's (89) erschien, nur selten der Gegenstand der Untersuchung gewesen, wohl weil man diese Frage im wesentlichen für erledigt hielt. Auch wandte sich in den letzten Jahren das Interesse der Protozoenforscher mehr andereu Gruppen der einzelligen Organismen zu.

Immerhin bietet die Konjngation der Ciliaten noch manche interessante Punkte, und es bestehen noch vielerlei offene Fragen.

Die neueren Untersuchungen haben allerdings nnr dann einigen Wert, wenn sie die, von berufenen nnd hervorragenden Protozoenforschern anempfohlenen nnd bewährten Untersnchungsmethoden in Anwendung bringen und weiter auszubauen suchen. Dagegen ist es meiner Ansicht nach von geringem Vorteil für die Wissenschaft, wenn die anf Grund sorgfältiger nnd systematisch angestellter Untersuchungen erhaltenen Resultate, dnrch nenere, aber weit weniger eingehende Stndien an dem gleichen Objekt wieder in Zweifel gezogen werden. Ich denke hier zunächst an die Arbeit von HOYER (99) über Colpidium colpoda, in welcher der Verfasser die, zuerst von BÜTSCHLI (76) empfohlene und verwertete, dann später von MAUPAS (89) in großem Maßstabe angewandte Methode der isolierten Züchtung der konjngierten Paare für überflüssig hält. Er machte seine Untersuchung an Material, das im großen, ohne Kontrolle konserviert wurde, und gelangte so, wie mir scheint, zu weit weniger richtigen Resultaten als seine Vorgänger.

Ich kann die erwähnte Methode der Isolierung einzelner Syzygien nnr dringend empfehlen, da es die einzige ist, welche mit einiger Sicherheit zu einwandsfreien Resultaten führt; indem man, wenn das Material genügend vollständig ist, nicht allzu viel zn kombinieren nnd zn erschließen hat, sondern, an der Hand guter Präparate und eines sorgfältig geführten Tagebuchs, die Hauptmomente des Konjngationsverlaufes zu beurteilen imstande ist, besonders dann, wenn die Verhältnisse so einfach und klar liegen wie bei Paramaecium bursaria.

Die Arbeit erfordert allerdings Ausdauer nnd Gednld und ist, wenn man das Material ordentlich ausnutzen will, zur Zeit der Konjugationsepidemien oft anstrengend. Ich habe wochenlang von morgens um 6 bis abends nm 9 mit höchstens $1^1/_2$ Stunden Unterbrechung gearbeitet, d. h. nnr die Kulturen angesetzt, nachgesehen, fixiert, präpariert und die nötigen Notizen gemacht, während ich die Untersuchung meist auf ruhigere Zeiten verschob.

Kultur und Untersuchungsmethoden.

Mein Material kultivierte und verarbeitete ich in folgender Weise. Von verschiedenen Weihern der Umgegend, in denen sich Paramaecium bursaria zn finden pflegte, wurden eine möglichst große Anzahl Wasserproben gesammelt, nnd in der üblichen

Weise mit den darin lebenden und verfaulenden Pflanzen und Tieren in größere Glasschalen getan. Diejenigen, welche Paramaecium bursaria in größerer Menge enthielten, wurden hieranf täglich auf Konjugationen durchsucht.

Von diesen Stammkulturen wurden dann, wenu sie recht zahlreich bevölkert waren, Reinkulturen von Paramaecium bursaria in größeren Uhrschälchen angelegt. Diese hatten vor allem den Zweck täglich 2—3mal eine vollständige Durchsicht aller darin enthaltenen Individuen unter der Lupe zu ermöglichen, so daß sich beim Anffinden von Konjugationen mit Bestimmtheit feststellen ließ, wie alt dieselben im höchsten Falle waren; die Fehlergrenze konnte unter diesen Bedingungen 8—10 Stunden nicht überschreiten. Dieses Verfahren bot oftmals noch den Vorteil, daß sich in jenen kleineren Knlturgefäßen Konjugationen in größerer Menge zeigten, während die Stammkulturen davon frei waren. Auch Bütschli (76) und Maupas (89) haben diese merkwürdige Erscheinung beobachtet, ohne daß sie eine befriedigende Erklärung derselben zu geben vermochten, wozu auch ich nicht imstande bin; indem die Überführung in kleine Gefäße nnter scheinbar sonst ganz gleichen Voraussetzungen, durchaus nicht immer den hervorgehobenen Erfolg hat, so daß weder stärkeres Verdunsten der Kulturflüssigkeit, noch bessere Belichtung, Mangel an Nahrung oder engerer Raum, sowie überhaupt veränderte Lebensbedingungen, die allein maßgebenden Faktoren sein können.

Zeigten sich dann in den Kulturgefäßen einige Konjugationen oder stellte sich eine Konjugationsepidemie ein, so wurden die Paare mit der Pipette herausgefangen und mit etwas filtriertem Wasser der Stammkultur einzeln in kleine Uhrschälchen von $2^1/_2$ cm Durchmesser gebracht. Als Nahrung wurden einige Tropfen von Heudekokt oder dünner Mehlanfkochung zugefügt. Letztere wurde in der von Maupas (88² S. 183) angegebenen Weise aus Mehl und Wasser hergestellt, welches ich einige Minuten kochen ließ und dann anfbewahrte; der Mehldekokt darf nicht zu dick sein und keine Mehlklümpchen enthalten, da dieses das Wiederfinden der Tiere sehr erschwert, die sich gern darin festsetzen.

Die Paramaecien hielten sich in diesen Flüssigkeiten ganz vorzüglich; es gingen nur sehr wenige zugrunde. Muskeln von Carabus oder Melolontha, die ich zuerst auch verwandte, fand ich nicht so zweckmäßig. — War nun jedes Paar in einem besonderen Uhrschälchen, mit genügender Nahrung, untergebracht, so wurde das Schälchen mit einem Glasdeckel bedeckt und numeriert. Die gleiche Nummer wurde in das Tagebuch eingetragen, dazu Tag und Stunde der Iso-

lierung, die Art der Nahrung und eventnell die seit der letzten Durchsicht der Kultur, bei welcher noch keine Konjugation zu bemerken war, verstrichene Zeit. Die Uhrschälchen wurden in feuchten Kammern aufgehoben. Hierzu benutzte ich Kristallisierschalen in der Weise, daß ich den Deckel derselben mit fenchtem Sand füllte; der kleinere untere Teil der Schale wurde dann darüber gestülpt, so daß seine Ränder im Sande steckten und die Schale dicht verschlossen war. Derartige feuchte Kammern funktionierten gut und waren leicht sanber zu halten. Anf den Sand wurde ein Gitter von Zinkdraht gebracht mit so weiten Maschen, daß ein kleines Uhrschälchen fest und sicher darauf stand. In einer Kristallisierschale von 15 cm Durchmesser konnte man so 9 Schälchen unterbringen. Manchesmal waren 6 nnd mehr derartige feuchte Kammern in Betrieb. 2—3mal am Tage wurden die isolierten Syzygien besichtigt. Dies geschah unter der Lupe bei 10- oder 20facher Vergrößerung. Dies häufige Kontrollieren hatte hanptsächlich den Zweck, sowohl die Dauer der Konjugation als auch den Zeitpunkt nach Trennung der Tiere, an dem sie fixiert wurden oder werden sollten, möglichst genau zu bestimmen. So allein war es möglich, den Zeitpunkt der ersten Teilung nach der Konjugation genau zu ermitteln, was es gestattete, mehrere Tiere kurz vor oder während dieser Teilnng, sowie möglichst schnell danach, zu fixieren. Nachdem ich wiederholt Exkonjuganten, deren erste Teilung zu erwarten war, noch abends 10 Uhr nntersucht hatte, ohne anch nnr den Anfang derselben zu sehen, und die gleichen Tiere am nächsten Morgen um 8 Uhr schon geteilt vorfand, begab ich mich eines Morgens schon nm 3 Uhr an die Arbeit nud konnte zu meiuer großen Frende zwischen 5 und 6 Uhr die Teilung beobachteu und das Tier währeud derselben fixieren. Schon bei früherer Gelegenheit, als ich die normale Teilnng des Paramaecium bursaria zu studieren beabsichtigte, fand ich, daß dieselbe vorzugsweise in früher Morgenstunde vor sich geht; ich hatte zwischen $^1/_2$5 und 5 eine größere Anzahl Teilungen gefnnden. Wie gesagt, stellte es sich in der Folge herans, daß auch die erste Teilnug nach der Konjugation meist so frühzeitig erfolgt, und doch war es nicht immer leicht sie zeitlich zu fixieren, da neben manchen Ausnahmen, die anch hier nicht fehlen, der Tag, an dem sie sich vollzieht, wechselt; sie findet am 2.—5. Tage nach Aufhebung der Konjugation und zuweilen noch später statt; nnd zwar, wie es scheint, nuter ziemlich gleichen Bedingungen. Auf diese Verhältnisse soll jedoch erst bei Besprechung dieser Znstände näher eingegangen werden. Ich bemerke nur noch, daß die aus der Konjugation hervor-

gegangenen Tiere stets wieder isoliert wurden, so daß Zweifel darüber, ob ein Tier sich vor oder nach der ersten Teilnng befand, vollständig ausgeschlossen waren.

Weiter wie bis zu Beginn der dritten Teilung nach Trennung der Syzygie verfolgte ich die Tiere nicht, da dann die normalen Verhältnisse meist wieder hergestellt waren; auch war man zur Zeit der Konjugationsepidemien von Arbeit geradezu erdrückt; und lichtete sich das zu konservierende Material, so hatte man reichlich mit der Untersuchung zu tun, um bei der nächsten Epidemie möglichst so weit zu sein, um zu wissen, welche Stadien noch fehlen und zu welchen Zeiten das Material am besten zu konservieren sei. Da jedoch die Schnelligkeit der Entwicklung sowohl von der Temperatur, als von manchen anderen noch unaufgeklärten Faktoren abhängt, so hat man selbst bei reichlichem Material und überlegter Arbeit große Schwierigkeiten, gewünschte Stadien zu erhalten.

Ich habe im Laufe der Untersuchungen mindestens 150—200 konjugierte Paare einzeln kultiviert und zu Präparaten verarbeitet, daneben noch eine große Anzahl von Syzygien ohne genaue Zeitangaben fixiert und zu Schnittserien verwendet, welch letztere, meiner Ansicht nach, nur nach sorgfältigem und systematischem Studium von Totalpräparaten mit Erfolg zu verwenden sind, während sie sonst leicht zu Irrtümern Veranlassung geben. Für die feineren Strukturverhältnisse der Kerne sind Schnittpräparate allerdings unerläßlich.

Fixiert wurden die Tiere mit Sublimat-Essigsäure, welche sich nach verschiedenen anderen Versuchen als am geeignetsten erwiesen hatte; dann wurde in Wasser ausgewaschen, in schwachem Alkohol kurze Zeit gehärtet und in Alaunkarmin (mit etwas Essigsäure angesäuert) mehrere Stunden gefärbt; die Präparate waren dann stark überfärbt und wurden mit 70 % Alkohol + 1 % HCl differenziert. Die Differenzierung wurde unter dem Mikroskop kontrolliert und soweit fortgeführt bis nur die Kerne gefärbt blieben.[1])

Bei der weiteren Behandlung wurden die Tiere etwa $^1/_2$ Stunde oder länger in 95 % Alkohol belassen, um den zuweilen noch vorhandenen Chlorophyllfarbstoff der Zoochlorellen auszuziehen. Zumeist gelang dies auch; in einzelnen Fällen aber half selbst Behandlung mit absolutem Alkohol und Äther nichts, und solche Präparate waren dann zur Untersuchung in toto wenig geeignet.

[1]) Ich kann diese Methode sehr empfehlen, da sie mir viel bessere Resultate lieferte als die sonst übliche Anwendung des Alaunkarmin. Ich bekam durchweg gleichmäßig schöne und distinkte Kernbilder, während das Plasma und die Kerne der Zoochlorellen sich völlig entfärbten.

Schließlich wurde durch absoluten Alkohol und Nelkenöl in Kanadabalsam übergeführt.

Alle die erwähnten Manipulationen wurden im Uhrschälchen unter der Präparierlupe vorgenommen und zwar wurden die Tiere mit der Pipette aus einem Gefäß in das andere übertragen. Bis in den absoluten Alkohol verlor ich kaum je ein Tier; im Nelkenöl jedoch, wo nur noch der gefärbte Kern sichtbar bleibt, ging — wenn auch selten — ein Tier verloren. Das Nelkenöl wurde daher nach solchen Unglücksfällen stets filtriert und das Uhrschälchen sorgfältig mit absolutem Alkohol gereinigt, um sicher zu sein, daß das zurückgebliebene Tier nicht später mit einem andern verwechselt werden konnte.

Auf den Objektträger wurde dann ein kleiner Tropfen Kanadabalsam gebracht und das Tier aus dem Nelkenöl mit der Pipette hineingespritzt. Glasfäden — so dünn, daß die Präparate mit 2 mm Immersion ohne Schwierigkeit untersucht werden können, stützten das Deckgläschen und ermöglichten (bei Zusatz von etwas Xylol noch heute), das Drehen der Tiere nach allen Seiten, wenn man mit einer Präpariernadel das Deckglas hin- und herschiebt. Zur genaueren Untersuchung der Kerne wurde der Kanadabalsam nachträglich durch Nelkenöl ersetzt, die Glasfäden entfernt und nun durch Hin- und Herschieben des Deckglases die Tiere zerstört und die Kerne isoliert. Meist gelang dies in gewünschter Weise, und diese Art des Studiums kann nicht genug empfohlen werden, da man erst so in vielen Fällen über Gestalt und Struktur der Kerne näheren Aufschluß erhalten kann. — Das Einbetten der Objekte wurde in der in meiner Arbeit über Trachelius ovum (diese Zeitschrift Bd. 2) beschriebenen Weise vorgenommen. Die Schnittdicke betrug 2—3 μ. Gefärbt wurden die Schnitte nach der HEIDENHAIN'schen Hämatoxylinmethode, darauf mit Säurefuchsin nachgefärbt.

Paramaecium bursaria ist zur Untersuchung der Konjugation wegen der verhältnismäßig einfachen Kernveränderungen, sowie wegen der auffallenden Größe des Mikronukleus besonders geeignet. Der Makronukleus bleibt im ganzen Verlaufe der Konjugation als einheitliches Gebilde erhalten, weshalb jede Verwechselung mit Mikronukleusfragmenten usw. ausgeschlossen ist.

Das Einzelkultivieren von Paramaecium bursaria ist, obgleich diese Art kleiner ist als Paramaecium caudatum, angenehmer und leichter als bei diesem, da es wegen seiner grünen Farbe in den Kulturen leicht wieder zu finden ist.

Vielleicht die einzige Schwierigkeit ist die, daß ein anormaler

Verlauf der Konjugation hier häufiger vorznkommen scheint als bei anderen Arten. Ich hatte zu Beginn meiner Untersnchungen, die an Konjugationen einer schon mehrere Monate alten Knltur angestellt wurden, fast nnr anormale Verhältnisse vor Angen; ich will auf diese Stadien am Schlusse nach Schilderung des normalen Verlanfs eingehen.

Historisches.

Paramaecium bursaria hat in der Erforschnng der Organisation und Fortpflanzung der Ciliaten oft eine wichtige Bedeutung erlangt, was ich hier in aller Kürze hervorheben möchte.[1])

C. G. Carus (34) war einer der ersten, der auf Grnnd der Beobachtnngen der inneren Zirkulation des Protoplasmas bei Paramaecinm bnrsaria (als Leukophrys beschrieben) an der Ehrenberg'schen Auffassung der Infusorienorganisation zweifelte, da sich Ehrenberg's Schilderung des Darmapparates mit seinen Beobachtungen nicht vereinigen ließ; diese Resultate wurden dann von Focke (36) und Cohn (51) an demselben Objekt erweitert nnd führten endlich zum Sturz der Ehrenberg'schen Lehre.

Im Jahre 1844 machte Focke die Entdecknng der sogenannten Embryonen von Paramaecinm bursaria, welche aus dem Kern entstehen sollten. Dies führte eine bedeutungsvolle Wendung in der Auffassung der Fortpflanzung der Infusorien herbei, welche Cohn in der oben erwähnten Arbeit dahin berichtigte, daß er die Embryonen nicht ans dem Kern hervorgehen ließ. Stein griff dann 1854 wieder auf Focke's Auffassung zurück und verfolgte die Entwicklung der Embryonen zu acinetenartigen Körpern, wodurch seine Acinetentheorie eine neue wichtige Stütze gewann.

Nachdem die Acinetentheorie von Claparède nnd Lachmann widerlegt worden war, wurde dann die Unhaltbarkeit der Embryonentheorie an dem gleichen Objekte, dem sie ihren Ursprung verdankte, als irrig erkannt.

Balbiani veröffentlichte 1858 seine Untersuchungen über die Konjugation von Paramaecinm bnrsaria und beseitigte durch dieselben verschiedene Irrtümer, die bis dahin geherrscht hatten. Er stellte in dieser und einer 1861 veröffentlichten Abhandlung fest, daß die bis dahin herrschende Deutung der Konjugation als Längs-

[1]) Im wesentlichen sind die älteren Literaturangaben der historischen Einleitung zu Bütschli's Infusorien (87—89) entnommen; doch habe ich, soweit es möglich war, auch die Originalarbeiten eingesehen; die mir nicht zugänglichen Arbeiten sind im Literaturverzeichnis durch einen Stern gekennzeichnet.

teilnng falsch und die vermeintlichen Embryonen parasitische Suktorien ans der Gattung Sphaerophrya seien.

Die positiven Resultate der BALBIANI'schen Untersuchungen an Paramaecium bursaria ergaben, daß die Konjugation eine Vereinigung zweier Individuen zum Zwecke der Befruchtung darstelle. Er beobachtete eine größere Anzahl verschiedener Phasen der Kernveränderungen und gab mustergültige und leicht zu identifizierende Abbildungen derselben; doch war ihre Deutnng eine fälschliche, da er in dem Makronukleus das Ovarium in dem Mikronukleus den Hoden erblickte und die verschiedenen beobachteten Stadien in diesem Sinne deutete. 15 Jahre lang beherrschten die Ideen des verdienstvollen Forschers die Deutung der Konjngationsvorgänge.

BÜTSCHLI (76) war es vorbehalten, die Kernnatnr des Makro- nnd Mikronukleus auf Grund seiner Entdeckung der Mitose und seiner Studien über die Konjugation festzustellen; Hand in Hand damit bahnte er die richtige Auffassung der Konjugationsvorgänge an, nnd wieder war es namentlich Paramaecium bursaria, an dem er zu den sichersten Resultaten kam.

Aus dem vorhergehenden sehen wir, wie mannigfache Wandlungen unsere Anschauungen über das Wesen der Fortpflanzung der Infusorien durchgemacht haben, ehe die Fundamente für weitere Erforschung der komplizierten Vorgänge soweit gefestigt waren, daß man auf ihnen weiter bauen konnte. Dies war erst erreicht, als BÜTSCHLI den Gedanken der Einzelligkeit der Infusorien, der schon so früh aufgetaucht war, bis in die letzten Konsequenzen durchgeführt hatte. Er hatte erkannt, daß die Kerne der Ciliaten in keinem Stadium ihre Kernnatur aufgeben, und daß die Veränderungen, welche sie während der Konjugation durchmachen, den von ihm zuerst ermittelten Kernteilungsfiguren der Metazoen homolog sind. Damit waren die vermeintlichen Samenkapseln als Kernspindeln erkannt und die Kernnatur des Mikronukleus festgestellt; während die Vorgänge nach der Trennung der Syzygie, d. h. die von BÜTSCHLI ermittelte Entstehung des neuen Makronukleus aus Teilprodukten des Mikronukleus bewies, daß auch dieser morphologisch einem gewöhnlichen Zellkern entspreche. Ein daraus resultierendes Ergebnis war ferner, daß die Konjugation kein Fortpflanzungsvorgang im Sinne BALBIANI's sei, wohl aber, daß sie eine Art Verjüngung und damit eine größere Lebensenergie und Vermehrungsfähigkeit der aus ihr hervorgehenden Tiere herbeiführe, daß sie der Kopulation Einzelliger und der Befruchtung der höheren Tiere und Pflanzen entspreche.

Konjugationszustände von Paramaecium bursaria hatte

vor Balbiani schon Stein (67) beobachtet, aber falsch gedeutet. Da seiner Beschreibung keine Abbildungen beigefügt sind, so ist es auch heute nicht möglich, sie wirklich zu verwerten.

Gleichzeitig mit Bütschli arbeitete auch Engelmann (76) über Paramaecium bursaria, nachdem er schon 1862 einige konjugierte Paare beobachtet hatte; auch seine Schilderungen sind ohne Abbildungen, und in der letzteren Arbeit hat er wohl sicherlich (wie schon Maupas bemerkt) eine andere Art vor sich gehabt, da er von einem Zerfall des Makronukleus spricht.

1881 und 1882 wurden im Journal de Micrographie die Ergebnisse neuerer Untersuchungen von Balbiani veröffentlicht, in denen er sich von der Richtigkeit der Bütschli'schen Auffassung der Kerne während der Konjugation überzeugte und sich ihm auch in bezug auf die Beurteilung der einzelnen Stadien im wesentlichen anschließt. In den allgemeinen Betrachtungen über die Bedeutung der Konjugation für die sie begehenden Tiere kommt er zu etwas anderer Anschauung als Bütschli.

Gruber (88) teilte in einem Aufsatze der Zeitschrift Humboldt die Ergebnisse eigner Untersuchungen an Paramaecium bursaria mit; neu ist an denselben nur, daß er eine Kreuzung der Kerne an der Verbindungsstelle der Konjugation beschreibt und einen Substanzaustausch bei gegenseitiger Berührung der Kerne vermutet; sonst schließt er sich Bütschli's Darstellungen an.

Neue Gesichtspunkte wurden dann zuerst durch Maupas (86—89) und später durch R. Hertwig (89) in die Auffassung der Konjugation hineingetragen, indem sie die schon von Bütschli betonte Ähnlichkeit der Konjugation mit der Befruchtung der Metazoen durch neue Ergebnisse genauer durchzuführen imstande waren. Sie entdeckten einen der Bildung der Richtungskörper analogen Vorgang und beobachteten die Überwanderung der Kerne und deren Verschmelzung.

Maupas hatte schon im Jahre 1886 in zwei vorläufigen Mitteilungen seine wesentlichsten Resultate niedergelegt. In der ersten derselben trat er vor allem für die Überwanderung der Kerne ein; die zweite brachte die wichtige Entdeckung der Rückbildung von Mikronukleusteilstücken vor der Überwanderung und die Verschmelzung der Kerne nach der Überwanderung der Wanderkerne in den andern Konjuganten. Zur Untersuchung hatten Colpidium colpoda, Euplotes patella, Paramaecium caudatum und aurelia gedient.

1887 und 1888 veröffentlichte er dann die an einer großen Anzahl weiterer Formen angestellten Untersuchungen und faßte endlich 1889 die gesamten Resultate in seinem bekannten Werke: „Sur le

rajeunissement caryogamique des Ciliés“ zusammen und fügte Betrachtungen allgemeiner Art hinzu, die zum Teil auch schon als vorläufige Mitteilung (87[a]) publiziert worden waren.

Hertwig's Untersuchungen (89), die in den meisten Punkten zu übereinstimmenden Resultaten führten, beschränkten sich auf Paramaecium aurelia.

Von Paramaecium bursaria hatte Maupas nur wenig Material, weshalb seine eigenen Beobachtungen über diese Form — wie er selbst betont — gegen die an anderen Paramaeciumarten gewonnenen Ergebnisse erheblich zurückstehen. Er suchte diese Lücke mit Hilfe von Figuren Bütschli's und Balbiani's einigermaßen auszufüllen und mit den an verwandten Formen erhaltenen Resultaten in Übereinstimmung zu bringen. Dies führte, wie ich feststellen konnte, zu einer falschen Auffassung verschiedener Stadien; da zwar in den großen Zügen eine weitgehende Übereinstimmung im Konjugationsverlauf, besonders bei nahe verwandten Formen herrscht, dagegen im einzelnen doch Verschiedenheiten vorkommen, die von prinzipiellem Interesse sind.

Ein tieferes Eindringen in die Veränderung und die Struktur der Kerne während der Konjugation läßt uns ferner immer neue Vergleichspunkte mit analogen Prozessen in anderen Organismengruppen erkennen; aus welchem Grunde ich hoffe, daß die Ergebnisse meiner Arbeit immerhin einiges Interesse verdienen.

Um nicht in dieselben Irrtümer zu verfallen wie Maupas, werde ich auf die an anderen Arten erhaltenen Resultate nur eingehen, soweit sie das von mir direkt Beobachtete unterstützen; bei abweichenden Befunden jedoch stets im Auge behalten, daß nur die Untersuchung derselben Art eine berechtigte Kritik über die Vorgänge bei ihr gestattet, wenn ich es auch nicht werde umgehen können, auf einige augenscheinliche Irrtümer hinzuweisen.

Der Figurenerklärung ist ein Schema des Konjugationsverlaufs von Paramaecium bursaria, mit den von Maupas eingeführten Bezeichnungen der einzelnen Stadien beigegeben, die die Verständigung sehr wesentlich unterstützen und auch im Laufe meiner Untersuchungen angewandt werden sollen. Ich habe dort auch die Zeit des Auftretens der einzelnen Stadien nach Beginn der Konjugation notiert, und ferner angegeben, welche meiner Abbildungen den einzelnen Stadien entsprechen.

Der normale Verlauf der Konjugation.

Das Verhalten der Individuen vor der Vereinigung, sowie die Art ihrer Verwachsung miteinander, wurde schon so vielfach beschrieben, daß ich es hier wohl übergehen kann. Ich wende mich gleich der Beschreibung des Kernapparates zu, dem ich hauptsächlich meine Aufmerksamkeit widmete.

Der Mikronukleus von eiförmiger Gestalt ist bei der Vereinigung der Tiere einer oberflächlichen Vertiefung des Makronnkleus eingelagert. Er besitzt eine deutliche Membran, zeigt, wie hinlänglich bekannt, streifige Struktur seines Inhalts und ist an seinem zugespitzteren Pole schwächer färbbar als an dem breiteren; er gehört demnach zu der Gruppe von Mikronnklei, bei denen chromatische und achromatische Snbstanz schon im ruhenden Zustand deutlich zu unterscheiden sind.

Die erste Veränderung kommt dadurch zustande, daß der MiN. (m) aus der Vertiefnng des MaN. (M) herausrückt und sich etwas von letzterem entfernt (Tafel VII Fig. 1); dann wächst er nach und nach bedeutend heran, wobei seine Membran zuerst etwa die Form eines Blattes annimmt (Fig. 2a), dessen Stiel dem achromatischen Pole des Kerns entspricht; dabei krümmt sich ihre dem MaN. zugewandte Seite erst schwach, dann immer stärker und wächst gleichzeitig auch am chromatischen Pole spitz aus und so nimmt die Membran allmählich die Gestalt einer Sichel an, deren Enden, immer mehr anfeinander znwachsend, den MaN. umgreifen.

Mit diesem Wachstum der Membran gehen Veränderungen und Umlagerungen des Kerninhalts Hand in Hand, die mit dem Verhalten der Membran zweifellos in ursächlichem Zusammenhang stehen. Der chromatische Pol, der im allgemeinen dem MaN. näher zu liegen pflegt, zieht sich vorerst nur in eine kurze feine Spitze aus, die sich am MaN. zu befestigen scheint, sicher aber mit der Membran des MiN. verbnnden ist. Im übrigen zeigt der Inhalt des MiN. an diesem Pole noch seine ursprüngliche Gestalt. Von dem achromatischen Pole ist zu der Zeit, in der die Membran die oben beschriebene Blattform zeigt, ein großer Fortsatz im Bogen gegen den MaN. zugewachsen (Fig. 2a u. b).

Indem diese beiden Fortsätze des MiN., besonders aber der bisher knrze Fortsatz am chromatischen Pole, immer mehr auswachsen, werden sie einander immer ähnlicher und sind schließlich kaum noch zu unterscheiden. Dabei umfassen auch sie, ebenso wie die Sichelenden der Membran, den MaN. und umschließen ihn endlich

wie ein Ring vollständig (Fig. 4 u. 5). Wollen wir beim Bilde des Ringes bleiben, so entspräche der ursprüngliche Körper des Kerns (Fig. 3a K.) etwa einem Stein des Ringes. Ganz zutreffend ist das Bild nicht, weil die beiden Fortsätze wohl bis dicht aneinanderreichen, ja sogar aneinander vorbeiwachsen können, wie es scheint, sich jedoch nie wirklich vereinigen. Die Membran des MiN. ist dem Inhalt im Wachstum vorausgeeilt, so daß er sie nicht vollständig ausfüllt. Ursprünglich durchzieht der Inhalt die axiale Region des Kernraumes (Fig. 2 u. 3), legt sich aber bald der konkaven Seite der Membran immer dichter an, so daß auf der konvexen Seite schließlich ein großer lichter Raum entsteht, der meist ganz ungefärbt und strukturlos ist und dieselbe Lichtbrechung wie das Kanadabalsam hat. An einigen Präparaten konnte ich jedoch in ihm eine ganz feine und blasse netzförmige Struktur erkennen und auf Schnittpräparaten, die nach HEIDENHAIN mit Eisenhämatoxylin und mit Säurefuchsin gefärbt waren, färbte sich sein Inhalt rosa, ohne jedoch eine deutliche Struktur erkennen zu lassen.

Die Untersuchung der feineren Struktur des Inhalts ergab, daß der eigentliche mittlere Körper des herangewachsenen MiN. (Fig. 3a K) sehr deutlich wabigen Bau zeigt. Zuweilen treten einige größere Alveolen in ihm auf. Den Wabenwänden sind stark färbbare feinste Körnchen eingelagert. Die von dem mittleren, stärker gefärbten Körper ausgehenden Fortsätze oder Schweife machen einen mehr netzförmigen Eindruck, der meiner Ansicht nach dadurch hervorgerufen wird, daß die Alveolen in die Länge gezogen, die Wabenwände äußerst dünn und zunächst noch von färbbaren Körnchen frei sind. Auf Fig. 2b und 3a sieht man da, wo der Körper des MiN. in den längeren Schweif übergeht, den Übergang von unzweifelhaften Waben des Körpers in die mehr netzförmige Struktur des Schweifes, was ich für einen deutlichen Beweis der Richtigkeit meiner Annahme erachte. Die starke Färbbarkeit des mittleren Körperteils beruht auf den schon erwähnten, den Wabenwänden eingelagerten Körnchen, in welche die chromatische Substanz verteilt erscheint. Noch deutlicher wird dies auf den folgenden Stadien, bei denen die Substanz des MiN. sich lockert und den Inhalt der Membran mehr und mehr ausfüllt. Dabei verändert sich allerdings auch die Gesamtgestalt des MiN., indem die den MaN. umgreifenden Fortsätze wieder eingezogen werden, so daß der MiN. nun dem MaN. an einer Seite als bohnenförmiges, jedoch gegenüber dem Ruhezustand ansehnlich vergrößertes Gebilde anliegt. Fig. 6, 7 und 8 zeigen diese Gestaltsveränderungen des MiN. und gleichzeitig auch

die Lockerung seines Wabengerüstes, sowie die Verteilung der Chromatinkörnchen über den ganzen Kerninhalt; doch läßt sich auf den Figg. 7 und 8 noch deutlich eine mittlere körnchenreichere und daher stärker gefärbte Zone erkennen, welche jedenfalls noch eine Andeutung des früheren mittleren stärker färbbaren Körperteils ist. Hiermit leitet sich die Bildung des nun folgenden Knäuelstadiums (Fig. 9) ein. Indem die Chromatinkörnchen sich zu Fäden anordnen, ist schon auf Fig. 8 der Beginn der Fadenbildung erkennbar und auf Fig. 9 ist der ganze Kern von knäuelartig verschlungenen Chromatinfäden erfüllt, deren Entstehung aus Körnchen noch deutlich wahrnehmbar ist. Die Gestalt des MiN. ist auf diesem Stadium eine spindelförmige, d. h. sie ist wieder der Gestalt des ruhenden Kerns ähnlich geworden, während die innere Struktur weitgehende Umwandlungen erfahren hat.

Die ersten hier beschriebenen Stadien, etwa bis zu Fig. 8 würden dem Stadium A. von Maupas entsprechen; es sind die bisher allgemein als „Sichelstadium“ bekannten Zustände des MiN., die, sowohl von Paramaecium bursaria, als auch von anderen Arten dieser Gattung und sonstigen Ciliaten, vielfach erwähnt wurden. Sie wurden von Balbiani 1861 entdeckt und von Bütschli 1876 zuerst näher beschrieben. Maupas (89) vor allem stellte dann ihr Auftreten und ihre verschiedenartige Ausbildung bei einer großen Anzahl von Ciliaten fest. Die genannten Forscher, ebenso wie Jickeli (84), R. Hertwig (89) u. a. sind der Ansicht, daß es Anfangsstadien der MiN.-Entwicklung sind, während Gruber (86) mit Unrecht meinte, daß es sich um anormale Gebilde handle. Hoyer's Angaben (99), welcher sie für Gebilde erklärt, die erst nach der Überwanderung der Mikronuklei auftreten, sind wohl nur Folgen seiner ungenauen Untersuchungsmethode, die es unmöglich machte, über die Reihenfolge der Stadien eine klare Vorstellung zu bekommen.

Die innere Struktur des MiN. während dieser Phasen wurde bisher nur ungenügend beobachtet und die bedeutungsvollen Umlagerungen der chromatischen Substanz, welche endlich zur Bildung des Knäuels führen, nicht erkannt. Nur Bütschli (87—89) spricht die Ansicht aus, daß hier ein mit starker Vergrößerung des MiN. verbundenes Anfangsstadium der Teilung vorliege, dessen Entstehung und weitere Entwicklung „noch etwas unklar blieb“; doch vermutete er schon ganz richtig, daß sich aus diesen Zuständen wahrscheinlich ein Knäuel- und Schleifenstadium ableite. Maupas (89) hält diese Zustände im wesentlichen nur für eine Volumenvergrößerung des MiN., die dem Teilungsstadium (B) vorangehe; er gibt jedoch zu, daß eine

Grenze zwischen dem Ende des Stad. A. und dem Anfang des Stad. B. nicht festzustellen sei. Seine Zeichnungen und Beschreibungen derselben zeigen, daß auch er ihre innere Struktur nicht ganz richtig erkannte. Von Paramaecium bursaria hatte er nur einige wenige Phasen dieses Stadiums vor Augen, auf die ich nicht näher eingehen will; ich verweise auf seine Figuren 1—4 Tafel XIII.

Sehr berechtigt dagegen scheint mir sein Vergleich dieser Vorgänge mit dem Verhalten des Keimbläschens im Wachstumsstadium des Eis vor der Bildung der Richtungsspindel. Diese Homologie läßt sich jetzt noch weiter durchführen, nachdem einerseits die inneren Veränderungen des MiN., andererseits aber auch die des Eis während seiner Wachstumsperiode genauer erforscht wurden.

Ebenso wie es mir gelang für Paramaecium bursaria zu zeigen, daß mit dem Wachstum des MiN. eine Umlagerung des Chromatins und die Vorbereitung zur Chromosomenbildung der ersten Teilung Hand in Hand geht, haben verschiedene Forscher (CARNOY u. LEBRUN [99], GOLDSCHMIDT [02], HARTMANN [02] u. a.) in neuerer Zeit Umlagerungen des im Nukleolus der Ovocyte erster Ordnung aufgespeicherten Chromatins gefunden, welche die Bildung der Chromosomen der ersten Richtungsspindel einleiten.

Auf eine Durchführung dieses Vergleiches bis in die Einzelheiten der Vorgänge möchte ich vorerst verzichten, hierfür müssen weitere Untersuchungen an Eiern und Ciliaten abgewartet werden.

Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß hier wie dort ein völliger Neuaufbau der Chromosomen eintritt, die sich, wie dies auf meinen Abbildungen aufs deutlichste hervortritt, erst bei der Bildung des Knäuels aus einzelnen Chromatinkörnchen zusammensetzen, was jedoch eine Kontinuität der Chromosomen nicht unbedingt ausschließt.

Wir verließen den MiN. im Knäuelstadium der ersten Richtungsteilung und wenden uns nun zu dem weiteren Verlauf dieser Teilung. Die sehr zahlreichen, aus dem Knäuel hervorgehenden Chromosomen sammeln sich nach und nach im Äquator des Kernes an; sie sind vielfach geknickt und von unregelmäßiger Gestalt. An den Polen der Spindel werden sehr zarte Spindelfasern sichtbar (Fig. 10). Ein echtes Asterstadium, bei dem alle Chromosomen im Äquator, in der von Metazoenkernen bekannten Art angeordnet sind, fand ich nie. Der nächste von mir beobachtete Zustand war der des Diasters (Fig. 11 rechts), welcher sehr schnell in die Hantelform übergeht. Fig. 11 zeigt beide Stadien, und ich habe gerade dieses Paar zur

Darstellung gewählt, um zu zeigen, daß die Entwicklung der beiden Konjuganten nicht immer auf genau gleicher Stufe steht, was auch schon früheren Beobachtern auffiel.

Daß wir es hier wirklich mit der ersten Teilung des MiN. zu tun haben, wird, außer durch die Zeit ihres Auftretens, durch die auffallende Größe der MiN.-Spindel sicher gestellt; weitere Argumente will ich erst bei Besprechung der Stadien anführen, mit denen eine Verwechslung möglich wäre.

Figg. 5 u. 6 von Maupas stellen gleichfalls diese erste Teilung dar und wir sehen auch dort, daß der MiN. den MaM. an Größe übertrifft. Mit der auf meiner Fig. 12 dargestellten, vollendeten ersten Teilung ist das Stadium B. von Maupas beendet und es folgt nun sein Stadium C. Maupas' eigene Beobachtungen weisen an diesem Punkte eine Lücke auf, die er durch eine Abbildung Balbiani's ausfüllen zu können glaubt. Er sagt hierüber p. 232 folgendes: „Je n'ai pas observé de couples au stade de division suivant C., mais nous en trouvons une bonne figure dans le premier mémoire de Balbiani (58) pl. 4 fig. 7, sur laquelle nous voyons quatre corpuscules dans chaque conjoint. Ces quatre corpuscules dérivent évidemment du dédoublement des deux corpuscules obtenus dans le stade précédent."

Nach meinen direkten, wiederholten Beobachtungen trifft jedoch Maupas' Ansicht sicher nicht zu. Auch ich habe Stadien, wie das von Balbiani dargestellte, mehrfach gefunden und auf Fig. 29 dargestellt; diese Zustände gehören jedoch nicht hierher, sondern an das Ende des Stadiums G. oder den Anfang des Stadiums H. von Maupas, wo sie näher besprochen werden sollen. Zu Stadium C. können sie keinesfalls gehören, da weder ich noch einer der anderen Untersucher von Param. bursaria je ein normales Stadium mit drei rückgebildeten MiN.-Spindeln gesehen hat, welches notwendigerweise auf dieses vierspindelige Stadium folgen müßte, und nach Maupas auch folgen soll, wie er nach Analogie mit den Verhältnissen bei Paramaecium candatum, unter Zuhilfenahme der Figuren Balbiani's schließt, während seine eigene Fig. 7 meiner Fig. 13, sowie zahlreichen nicht abgebildeten Präparaten und somit meinen Befunden vollständig entspricht. Nach meinen Erfahrungen ist der weitere Verlauf der Konjugation folgender:

Nachdem der MiN. die erste Teilung beendet hat, geht das eine Teilprodukt (Fig. 12 m 1) eine nochmalige Teilung ein, während das andere (m 2) zuerst seine streifige Struktur, dann seine spindelförmige Gestalt verliert (Figg. 13—14) und schließlich immer blasser

und blasser, d. h. für Kernfarbstoffe weniger empfänglich wird und endlich ganz verschwindet.

Dieser Rückbildungsprozeß beginnt schon vor der neuen Teilung der MiN.-Spindel m 1 und nach dem Vollzug derselben ist die zugrunde gehende Spindel m 2 gewöhnlich nur noch als schwach tingierter strukturloser Körper sichtbar. Ganz gleichartig verläuft dieser Rückbildungsprozeß nicht, weshalb zuweilen wohl auch noch zu Beginn der dritten MiN.-Teilung ein Rest der Spindel m 2 sichtbar ist; doch scheint dies nicht die Regel zu sein, da ich ein solches Verhalten nur einmal fand (Fig. 19), während der ersterwähnte Verlauf sich sehr häufig zeigte.

Der Verlauf der zweiten MiN.-Teilung ist auf Fig. 13—16 dargestellt. Fig. 14 zeigt den etwas vergrößerten MiN. m 1 im Beginn der Bildung der Äquatorialplatte; sie beweist, wie mir scheint, deutlich, daß aus der einpoligen Kernspindel, in der der Kern zwischen diesen Teilungen verharrt, die Chromosomen direkt an den Äquator wandern und macht es durchaus wahrscheinlich, daß bei dieser Teilung ein Knäuelstadium nicht auftritt.

Fig. 15 zeigt die Hantelform der gleichen Teilung und Fig. 16 das Ende derselben. Auch von diesen beiden, neu entstandenen Kernen (m 1. 1 und m 1. 2) geht der eine (m 1. 2) zugrunde, während der andere (m 1. 1) erhalten bleibt, um sich nochmals zu teilen; so wird hier das gleiche Resultat erreicht wie bei den Arten, bei welchen durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen vier Kerne entstehen, von denen drei zugrunde gehen, während einer erhalten bleibt. Der Vorgang ist hier nur vereinfacht, indem eine nochmalige Teilung des dem Untergange geweihten Kernes m 2 unterbleibt.

Theoretisch spricht nichts dagegen, daß bei einer Art diese Teilungen nach dem von Paramaecium caudatum etc. beschriebenen Modus vor sich gehen, während eine nahe verwandte Art das von mir bei Paramaecium bursaria beobachtete Verhalten zeigt.

Man hat diese Teilungen wohl mit Recht mit den Richtungsteilungen der Metazoeneier verglichen; auch bei letzteren finden sich nebeneinander die beiden Modifikationen, daß entweder der erste Richtungskörper sich nochmals teilt, so daß im ganzen drei Richtungskörper gebildet werden — was der größeren Mehrzahl der bisher untersuchten Infusorien entspräche, oder daß diese Teilung unterbleibt und nur zwei Polkörper entstehen wie bei Paramaecium bursaria. Ein gleiches beschreibt Maupas auch bei Spirostomum und den Oxytrichinen, so daß also Paramaecium bursaria kein isoliert dastehendes Verhalten zeigt.

Mit der Richtungsteilung der Metazoen stimmt ferner überein, daß die Kerne zwischen den Teilungen nicht in den Ruhezustand zurückkehren. Die viel umstrittene Frage, ob diese Teilungen eine Reduktion der Chromosomenzahl herbeiführen, läßt sich bei Paramaecium bursaria nicht entscheiden, da die große Zahl der Chromosomen Zählungen unmöglich macht.[1])

Ehe ich auf die dritte Teilung in den stationären und den Wanderkern (Stadium D. von Maupas) näher eingehe, möchte ich über die Art der Rückbildung des nach der zweiten Teilung zugrunde gehenden Kernes (m 1. 2, resp. m 1. 2) einiges Wenige bemerken, indem ich gleichzeitig auf Fig. 17 u. 17a verweise. Wir sehen hier, daß die der Rückbildung anheimfallenden Kerne an ihrem achromatischen Pole, an dem sie während der Teilung mit ihren Schwesterkernen zusammenhängen, lang ausgezogen sind; es ist wohl unzweifelhaft der Rest des Verbindungsstranges, der in der Mitte zerrissen ist und dessen Hälften auf die Teilprodukte übergehen. Schon Bütschli (76) fand derartige geschwänzte Kapseln und Maupas beschreibt das gleiche. Nur über das Schicksal des Verbindungsstranges geht das Urteil der beiden Forscher auseinander. Maupas (89) behauptet (p. 396), daß er resorbiert werde. Jede Kernteilung sei also von einem relativ beträchtlichen Substanzverlust für die aus ihr hervorgehenden Kerne begleitet, während Bütschli meint, daß der Verbindungsstrang in dem neuen Kern aufgehe. Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen glaube ich mich auf Bütschli's Seite stellen zu müssen, da, besonders deutlich an dem in Figg. 17. 17a u. 19 dargestellten Kernen (m 1. 2 u. m 1. 2) zu sehen ist, daß dieser Schwanz in den Kern einbezogen wird. Ich rede hier zunächst nur von den Teilungen vor der Karyogamie, auf die sich auch Bütschli's Figg. 5 u. 6 beziehen und möchte meine Annahme auch nur auf Paramaecium bursaria bezogen wissen, da mir Erfahrungen über andere Formen fehlen. Auch Fig. 19 zeigt ähnliche in Rückbildung begriffene Kerne (m 1. 2 u. m 1. 2) und daneben solche, die schon ganz strukturlos und nur noch schwach färbbar sind (m 2 u. m 2). Ich gebe diese Abbildung des gleichen Stadiums wie Fig. 18,

[1]) Hertwig gibt für Paramaecium aureliae an, daß die Zahl der Chromosomen in den Kopulationskernen vor der Verschmelzung statt 10 nur 4—6 betrage. Wenn diese Verminderung der Chromosomenzahl, wie aus der Hertwig-schen Darstellung hervorgeht, erst bei dem Anwachsen der Geschlechtskerne nach Ende der dritten Teilung stattfindet, so wäre dadurch die Deutung der zwei ersten Teilungen sehr erschwert. Meiner Ansicht nach sind weitere Untersuchungen, auch der normalen Teilung, nötig, ehe ein Urteil hierüber möglich ist.

um zu zeigen, daß der Zeitpunkt der Rückbildung nicht bei allen Syzygien der gleiche ist. Wir haben hier die Reduktionskörper beider Richtungsteilungen gleichzeitig vor uns, die durch die verschiedenen Stufen der Rückbildung, auf denen sie sich befinden, deutlich erkennen lassen, daß sie zwei aufeinanderfolgenden Teilungen entstammen.

Die sich weiter teilenden Kerne m 1. 1. u. m 1. 1. haben inzwischen ihre für diese Teilung typische Lage an der Grenzlinie beider Tiere eingenommen, welcher sie mit dem chromatischen Pole anliegen. MAUPAS will seine Fig. 7, welche meiner Fig. 13 vollständig entspricht, als Vertreter des in Frage stehenden Stadiums auffassen, macht sich aber selbst den Einwand, daß die Lage der MiN.-Spindeln dieser Interpretation einige Schwierigkeit entgegensetze, welche er dadurch beseitigen zu können meint, daß er annimmt, die Vorgänge spielten sich bei Paramaecium bursaria langsamer ab als bei anderen Formen. Tatsächlich aber ist die Lage der MiN.-Spindeln für dieses Stadium so charakteristisch, daß man es daran sofort erkennt und von der zweiten Teilung (Stad. C) leicht unterscheiden kann, mit der es den in Rückbildung begriffenen Körper gemeinsam hat. Wogegen die erste Richtungsteilung sowohl an der auffallenden Größe der MiN.-Spindel als an dem Fehlen von Rückbildungsspindeln erkennbar ist, so daß diese drei Teilungen, auch abgesehen von der verschiedenen Zeit ihres Eintritts, unschwer zu erkennen sind und ihre Verwechselung beinahe ausgeschlossen scheint. Der Verlauf der dritten Teilung, die zur Bildung der Geschlechtskerne führt, ist auf den Figg. 17—21 dargestellt. Nach ihrer Beendigung bleiben die beiden Wanderkerne m 1. 1. 2. u. m 1. 1. 2. an der Grenzlinie liegen und beginnen dieselbe vorzuwölben. Die nun folgende Überwanderung der Kerne ist auf Totalpräparaten nur schwer festzustellen, da sehr bald auch die stationären Kerne m 1. 1. 1. u. m 1. 1. 1. in die Nähe der Grenzwand treten und nun vier Kerne dicht neben- und übereinander liegen, ferner auch der Verlauf der Grenzwand und deren Zugehörigkeit zum einen oder andern Tier nicht leicht zu ermitteln ist. Ich habe auf Fig. 22 ein solches Stadium gezeichnet und in Fig. 22 a und b nochmals Einzelskizzen der MiN. bei hoher und tiefer Einstellung gegeben. Wir sehen bei 22 a wie der Wanderkern des rechten Tieres m 1. 1. 2. die Scheidewand durchbricht, um in das linke Tier überzuwandern; während bei b der Wanderkern des linken Tieres die Scheidewand erst vorwölbt.[1])

[1]) Zu einem völlig einwandfreien Urteil über den Verlauf der Wand, an welcher die beiden Konjuganten verwachsen sind, konnte ich nicht gelangen, dies läßt sich nur an Querschnitten durch Syzygien gewinnen, die ich bisher nicht untersuchte.

Direkt beobachtet wurde die Überwanderung der Wanderkerne bisher überhaupt nicht. Hertwig bemerkt hierzu: „Den Austausch der Wanderkerne kann man nicht am lebenden Tier beobachten, sondern nur aus einem sorgfältigen Studium zahlreicher abgetöteter Entwicklungsstadien erschließen; hierbei aber eine große Genauigkeit nnd Sicherheit der Untersuchung erreichen, wenn man das außerordentlich gesetzmäßige Lageverhältnis der Kerne gut im Auge behält.“ Wenn man dies auch zugeben wollte, so ist eine vollständige Sicherheit bei der Ähnlichkeit der stationären und der Wanderkerne nicht zu erlangen nnd selbst Maupas' Abbildungen von Paramaecium caudatum lassen immerhin noch Zweifel zu. Ich kam schließlich zu der Überzengung, daß nur gnt geführte Schnittpräparate einwandsfreie Resultate liefern können, und es gelang mir auch ein sehr geeignetes Präparat zu erhalten, dessen Medianschnitt in Fig. 49 Taf. IX abgebildet ist. Es ist nach Heidenhain's Eisenhämatoxylinmethode behandelt, dann mit Säurefuchsin nachgefärbt, und zeigt einen von dichtem Protoplasma umgebenen Kern in Spindelform. Von dem Protoplasma kann man nicht sagen, ob es dem einen oder dem andern Tier angehört; oder besser gesagt: wir sehen, daß während der Überwanderung Verschmelzung der beiden Plasmaleiber an der Übertrittsstelle stattfindet, und eine Mischung derselben herbeiführt.

Nach dem Übertritt des Wanderkerns in das Nachbartier ist von den zugrunde gehenden MiN.-Spindeln meist nichts mehr zu sehen und nur in Ausnahmefällen bleiben sie noch länger erhalten.

Der Wanderkern (Fig. 23 m 1. 1. 2.) bewegt sich nach der Überwanderung auf den stationären Kern (m 1. 1. 1.) zu, der meist noch in der Nähe der Grenzlinie liegt, worauf beide verschmelzen (= μ). Diese Vereinigung geschieht jedoch zunächst nicht in der ganzen Länge der Spindeln, sondern nur mit deren achromatischen Polen, die spitz auslaufen, während die chromatischen Pole abgerundet sind und unvereinigt bleiben, so daß man die beiden Spindeln noch deutlich erkennt. Ich habe dieses Stadium erst als Übersichtsbild dargestellt (Fig. 23 u. 24), um die Lage der Kerne zu zeigen, hierauf wurden die Syzygien in Nelkenöl zerklopft nnd so die Kernpaare isoliert und ohne das störende Protoplasma sowie die Zoochlorellen nochmals untersucht nnd abgebildet (Fig. 24 a), so daß eine Täuschung ausgeschlossen ist.

Eine vollständige Verschmelzung der Kerne findet während der ganzen ersten Kernteilung, die auf die Karyogamie folgt, nicht statt. Diasterstadien nnd auch Hantelformen dieser Teilung lassen die

chromatischen Bestandteile sowie die Spindelfasern beider Komponenten noch deutlich gesondert erkennen (Fig. 25 u. 26).

Auch dieses ist wieder ein Moment, welches für den Vergleich der Konjugation mit dem Befruchtungsprozeß der Metazoen nicht ohne Bedeutung ist, bei welchem der Furchungskern, wie dies von V. BENEDEN für Ascaris megalocephala zuerst nachgewiesen wurde, die Chromosomen während der ersten Teilung der beiden Geschlechtskerne gesondert zeigt oder doch zeigen kann. R. HERTWIG hat für Paramaecium aurelia schon das gleiche festgestellt.

Während dieser ersten Teilung der kopulierten Kerne sind beide Konjuganten stets noch fest vereint, während sie bei der darauf folgenden Teilung oft schon getrennt oder in Trennung begriffen sind, wie z. B. auf Fig. 30; doch finden sich auch in noch fest verbundenen Syzygien schon zweimal geteilte Kerne (Fig. 28 rechts u. Fig. 29). Ein ganz gleiches Stadium wie Fig. 29 bildet BALBIANI (58) auf Fig. 7 Taf. 4 ab, welche, wie schon erwähnt, von MAUPAS irrtümlich als Stadium C gedeutet wird, was ihn zu der irrigen Ansicht verleitete, daß die beiden aus der ersten Teilung des MiN. hervorgehenden Spindeln sich nochmals teilten. Ich habe schon oben S. 213 die Gründe erörtert, welche eine solche Deutung unzulässig erscheinen lassen. Der Zeitpunkt der Trennung der Syzigie wechselt ja auch bei anderen Ciliaten. MAUPAS berichtet dies z. B. von Paramaecium aurelia. Zuweilen mag die lange Vereinigung der Tiere auch mit der Temperatur zusammenhängen. Ich konnte nämlich feststellen, daß die im Frühjahr kultivierten Tiere mitunter 3—4 Tage vereint waren und dann in jedem Konjuganten vier karyogamische Spindeln enthielten. Im Sommer, bei höherer Temperatur, beobachtete ich dies nur einmal bei Syzygien, die eine Nacht im Eisschrank zugebracht hatten. Da MAUPAS stets bei hoher Temperatur arbeitete, konnte er solche Stadien wie Figg. 28 u. 29 nicht finden, was seinen Irrtum leicht verständlich macht.

Ein zweiter Grund, weshalb man die Konjuganten kurz nach der Trennung auf etwas verschiedenem Stadium (Fig. 31 u. 32) antrifft, ist der, daß die beiden Exkonjuganten nicht immer gleich weit entwickelt sind (Fig. 28).

Die von MAUPAS und R. HERTWIG beschriebenen spindelförmigen Anschwellungen der Verbindungsstränge bei der zweiten Teilung nach der Karyogamie konnte ich gleichfalls beobachten (Fig. 31). Ihr Schicksal blieb mir unklar. Erst vermutete ich, daß ein blasser Körper neben dem alten MaN. den Rest derselben darstelle (Fig. 32), mußte diesen Gedanken aber fallen lassen, als ich bei den noch im

Hantelstadium befindlichen Kernen einen solchen gleichfalls fand (Fig. 31). So kann ich leider über das Schicksal des Verbindungsstranges und über die Herkunft des erwähnten blassen Körpers nichts aussagen. Der erwähnte blasse Körper wurde allerdings nur relativ selten angetroffen.

Das weitere Schicksal der vier Teilprodukte des kopulierten Kernes wurde verschieden gedeutet. Ich werde nur auf die Paramaecium bursaria speziell betreffenden Arbeiten hinweisen, da auch in diesen Stadien, selbst bei den verschiedenen Paramaeciumarten eine große Mannigfaltigkeit herrscht.

Vorerst möchte ich meine eigenen Resultate mitteilen, da dieselben lückenloser als die meiner Vorgänger sind.

Die vier zunächst gleichen spindelförmigen Kerne (Fig. 32) liegen zu zwei und zwei in der vorderen und hinteren Region des Exkonjuganten und ähneln jetzt in Form und Struktur sehr dem ruhenden MiN. Zwei von ihnen verändern sich auch weiterhin nur sehr wenig; sie nehmen nur etwas an Größe ab und werden zu Mikronuklei, während ihre Schwesterkerne, die sich zu neuen Makronuklei umbilden, aus der ursprünglich ovoiden Form in eine mehr kugelige übergehen, etwas größer werden und gleichzeitig ihre frühere Struktur und Färbbarkeit allmählich verlieren. Fig. 33 [μ 1. 2 u. μ 2. 1.] zeigt den Beginn dieser Veränderung. Die chromatische Substanz ist in Körnchenreihen angeordnet, die netzartig untereinander verbunden sind; nur an einem Pole ist sie noch dichter angehäuft. Entsprechende Kerne, vielleicht etwas früheren Stadiums stellen die Figg. 52a, b und c bei 1500facher Vergrößerung dar.

An einem Schnitt, der die beiden Pole des Kerns trifft (Fig. 52c), sieht man, daß der Pol, an dem die chromatische Substanz noch dichter angeordnet ist, streifige Struktur, ähnlich der des ruhenden MiN., zeigt, die in der Mitte mehr in eine netzförmige mit verdickten Knotenpunkten übergeht. Querschnitte durch den chromatischen Pol (Fig. 52a) zeigen dann ferner, daß die stäbchenförmigen Gebilde, die wir im Längsschnitt durch den chromatischen Pol fanden, den Knotenpunkten einer achromatischen Grundsubstanz eingebettet sind. In zwei Dritteilen des Kerns sind die Waben der Grundsubstanz grobmaschiger und die Chromatinelemente erscheinen netzförmig (52b) wie auf dem Längsschnitt (52c).

Betrachten wir Längs- und Querschnitte durch den chromatischen Pol, so drängt sich uns die Vermutung auf, daß auch die chromatischen Elemente des ruhenden MiN., welche demselben ein ganz ähnliches streifiges Aussehen verleihen, wie wir es hier an dem

chromatischen Pole noch finden, eine gleiche oder sehr ähnliche Struktur besitzen, d. h. daß sie aus sehr dicht gelagerten stäbchenförmigen Gebilden bestehen, die einer äußerst feinwabigen und daher nicht mehr erkennbaren Grundsubstanz eingelagert sind.

Die Abnahme der Färbbarkeit der chromatischen Substanz oder ihre gleichmäßigere Verteilung durch den sich vergrößernden Kern schreitet immer weiter fort, bald sitzt nur noch ein kleiner Rest kappenförmig einem Pole des Kernes auf (Fig. 34) und auch dieser verschwindet schließlich völlig.

Inzwischen haben diese beiden neu entstehenden MaN. etwa die Größe des alten MaN. erreicht und legen sich ihm schließlich dicht an. Zu diesem Zeitpunkte sind sie so schwach färbbar, daß man sie von dem umgebenden Plasma nur schwer unterscheiden kann; ihr Inneres erscheint völlig homogen und läßt keine Struktur erkennen (Fig. 35).

Der alte MaN. hat bisher im ganzen Verlaufe der Konjugation seine mehr oder weniger längliche Gestalt, sowie seine innere Struktur im wesentlichen bewahrt. Er ist von wabigem Bau und zeigt zuweilen auf mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittpräparaten granulaartige Einschlüsse von wechselnder Größe und Gestalt (Fig. 49), die jedoch vielleicht nur als Kunstprodukte aufzufassen sind, da sie bei anderer Färbung nie, bei Eisenhämatoxylinbehandlung nicht immer sichtbar wurden (Fig. 51). Siehe auch Fig. 32 Struktur des MaN. bei saurer Alaunkarminfärbung in toto.

Nach einiger Zeit wird jedoch das Bild ein völlig anderes. Die bis dahin schwach färbbaren neuen Makronuklei wachsen noch weiter heran und beginnen wieder Kernfarbstoffe in stärkerem Maße zu speichern; gleichzeitig tritt in ihnen eine Struktur auf, die derjenigen des alten MaN. entspricht, wie wir sie eben schilderten (Fig. 37 u. 37a). Jetzt hat auch letzterer (Fig. 37 u. 37a, aM) bedeutsame Veränderungen erfahren. Er hat nicht nur an Größe abgenommen, sondern auch seine längliche Gestalt mehr und mehr verloren und sich völlig abgekugelt. Hand in Hand mit diesem Größe- und Gestaltswechsel hat auch seine Struktur sich verändert. In seinem Innern treten zahlreiche helle Vakuolen auf, die, wie ich sogleich näher begründen werde, von Flüssigkeit erfüllt sind. Je mehr diese offenbare Rückbildung des alten MaN. fortschreitet, nehmen Größe und Färbbarkeit der neuen Makronuklei zu.

Stehen diese beiden gleichzeitig verlaufenden Prozesse in einem ursächlichen Zusammenhange miteinander, oder handelt es sich dabei nur um ein zeitliches Zusammentreffen?

Schon die auffallende Annäherung der neuen Makronuklei an den alten und die mehrere Tage dauernde dichte Anlagerung an ihn, die ein so typisches und häufig zu beobachtendes Bild darbietet, daß es, wie ich später noch mitzuteilen habe, auch die Aufmerksamkeit früherer Beobachter erregte und z. T. zu besonderen Deutungen Veranlassung gab, legte die Frage nahe, ob nicht der alte MaN. in irgend welcher Weise an der Bildung der neuen beteiligt sei? Das in Fig. 37 und 37a dargestellte Präparat scheint diese Vermutung zu bestätigen.

Wir sehen, daß die neuen MaN. (n M [1] u. n M [2]), die in der Nähe des alten (a M) liegen, diesen an Größe bereits übertreffen; sie haben im Innern schon die Struktur eines typischen MaN.; außen sitzen ihnen an mehreren Stellen helle Kalotten auf. Der alte MaN. ist von Flüssigkeitsvakuolen erfüllt und an seiner Peripherie treten einige derselben nach außen. Diese hervortretenden Tropfen zeigen eine ganz auffallende Übereinstimmung mit den den neuen Kernen aufsitzenden Kappen und machen es recht wahrscheinlich, daß sie zum Aufbau der neuen MaN. beitragen, daß also der alte MaN., während er zugrunde geht, einen Teil seiner Substanz an die neuen abgibt.

Ob die austretenden Tropfen gelöste chromatische Substanz darstellen, ob dieselbe dann direkt vom neuen Kern aufgespeichert wird oder erst ins Plasma übergeht, das alles sind Fragen, auf deren Beantwortung ich verzichten muß. — Ich wollte nur meine Beobachtungen mitteilen und die Vermutungen, welche sich an dieselben knüpfen. Im ferneren Verlauf finden wir den alten MaN. von einer großen zentralen und häufig noch von zahlreichen peripheren Vakuolen erfüllt; die neuen MaN. sind jetzt bedeutend größer als er, die neuen MiN. noch unverändert. Jetzt ist der Exkonjugant zu seiner ersten Teilung bereit.

Die erste ausführliche Schilderung dieser Umbildungen der Kerne der Exkonjuganten gab Bütschli (76); er hat die Hauptstadien in der Veränderung der MiN.-Kapseln richtig beobachtet und in seinen Figg. 9, 10 und 11, Taf. VII dargestellt; sein Urteil über das weitere Schicksal der Kerne, welches von dem meinigen abweicht, scheint mir, nach seinen Abbildungen 16, 17 und 19 zu schließen, daher zu rühren, daß die Tiere sich inzwischen ohne sein Wissen geteilt hatten; diese Vermutung drängte sich mir schon bei Betrachtung der Figuren auf und wurde zur Gewißheit, als ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Bütschli seine Notizen von 1875 zur Einsicht erhielt, denen ich entnehmen konnte, daß die Tiere sich

vermehrt haben müssen. Bei Besprechung der ersten Teilung des Exkonjuganten sollen die betreffenden Figuren Bütschli's näher erläutert werden.

Seine Ansicht, daß der alte MaN. mit dem einen der neuen verschmilzt, wird auch von Balbiani (82) und Gruber (88) für Paramaecium bursaria geteilt. Maupas (81) gibt zu, daß eine derartige Anschauung berechtigt ist. Er sagt: „Je n'essayerai pas de contester cette manière de voir qui n'a rien d'improbable contre elle." Seine eignen Erfahrungen lassen ihm allerdings vermuten, daß der alte MaN. zuweilen verschwinde, ohne am Aufbau des Neuen teilzunehmen.

Die Annahme, daß eine Verschmelzung der neuen MaN. mit dem alten MaN. stattfindet, schien mir auch durch Stadien, wie sie Fig. 35 dargestellt, nahe gelegt und ich neigte mich dieser Auffassung so lange zu, als ich nichts über das weitere Schicksal des alten MaN. und die Entwicklung der neuen wußte. Da letztere aber ihre volle Ausbildung erreicht haben, während der erstere noch erhalten ist, so ist eine direkte Verschmelzung der Kerne ausgeschlossen.

Die Umbildung der MiN. hatte schon Maupas in den Hauptzügen richtig beobachtet und beurteilt; seine Abbildungen sind etwas schematisch, lassen sich aber doch leicht mit meinen Abbildungen identifizieren. Einige der von mir gefundenen Übergangsstadien fehlen und auch über die nun folgende erste Teilung äußert sich Maupas nur vermutungsweise. Auch von den andern Forschern, welche die Konjugation von Paramaecium bursaria studierten, ist sie nicht beobachtet worden und die aus ihr hervorgehenden Tiere wurden zum mindesten nicht als solche erkannt.

Wie schon eingangs erwähnt, erforderte es auch bei mir große Geduld, ehe ich nach vielen vergeblichen Bemühungen einen gerade in der ersten Teilung befindlichen Exkonjuganten fixieren konnte; denn selbst nachdem mich das Studium der normalen Teilung darauf hingewiesen hatte, daß dieselbe bei Paramaecium bursaria in früher Morgenstunde geschieht, dauerte es doch viele Tage, bis ich den richtigen Moment erfaßte, da Tag und Stunde der ersten Teilung nicht völlig konstant sind. Im ganzen gelang es mir zehn Tiere während dieser Teilung und eine größere Anzahl kurz nach Beendigung derselben zu fixieren, so daß kein Zweifel über ihren Verlauf bestehen kann.

Zunächst einige Worte über den Zeitpunkt, zu dem sie eintritt.

Digitized by Google

Von den 36 Tieren, bei denen ich ihn annähernd[1]) genau bestimmen konnte, teilten sich:

6	Tiere	höchstens	2—3	Tage	nach	Auflösung	der Konjugation,
22	„	„	$3^1/_2$—$4^1/_2$	„	„	„	„ „
5	„	„	5	„	„	„	„ „
2	„	„	8	„	„	„	„ „
1	„	„	11	„	„	„	„ „

Einen Grund für dieses verschiedene Verhalten vermag ich nicht anzugeben. Zuweilen verhielten sich die aus derselben Syzygie hervorgegangenen Tiere gleich oder doch nahezu gleich; so fixierte ich z. B. einmal ein Tier, welches schon durch äußerliche Einschnürung des Körpers zeigte, daß es sich in Teilung befand, am Morgen um $^3/_4$5 und $^1/_4$ Stunde später das zweite Individuum derselben Syzygie, auch dieses befand sich, wie die Betrachtung der Kerne ergab, in einem frühen Stadium der Teilung. In anderen Fällen wiederum ging die Teilung des einen Tieres einer Syzygie der des anderen um mehrere Tage voraus, obgleich beide in gleicher Weise ernährt und bei gleicher Temperatur kultiviert wurden.

Über die Stunde, zu der die Teilung stattfindet, kann ich Genaues natürlich nur für die zehn Exemplare aussagen, die es mir gelang, während derselben zu fixieren.

Fünf teilten sich zwischen $^1/_2$5 u. 5 Uhr a. m., vier zwischen 6 u. $6^1/_2$ Uhr a. m. und eins 4 Uhr p. m., so daß man im allgemeinen über den Zeitpunkt der ersten Teilung von Paramaecium bursaria aussagen kann, daß sie bei einer mittleren Temperatur von 16—18° und bei anscheinend guter Ernährung meist $3^1/_2$—$4^1/_2$ Tag nach Auflösung der Konjugation morgens zwischen $^1/_2$5 u. $^1/_2$7 Uhr stattfindet.

Die oft komplizierten Kernverhältnisse der aus dieser Teilung hervorgegangenen Tiere sind erst dann zu verstehen, wenn man den Verlauf der Teilung selbst studiert hat, der in verschiedener Weise vor sich gehen kann.

Entweder verhalten sich die Kerne so, wie Maupas nach Analogie mit Paramaecium aurelia annehmen zu dürfen glaubte; d. h. die vorhandenen zwei neuen Makronuklei und zwei neuen Mikronuklei verteilen sich einfach auf die beiden Sprößlinge, so daß die normalen Verhältnisse wieder eintreten; dabei übernimmt der eine Teilsprößling den alten MaN., von dem sich Spuren auch zuweilen noch bis zur zweiten Teilung erhalten. Sein Aussehen kann, wie schon

[1]) Der Fehler dieser Angaben kann 12—16 Stunden nicht überschreiten, ist aber wahrscheinlich geringer.

erwähnt, ein verschiedenes sein; er enthält entweder nur eine große zentrale oder sehr zahlreiche kleine Vakuolen.

Fig. 38 zeigt einen solchen Teilungsvorgang und Fig. 41 a würde dem einen der aus derartiger Teilung hervorgegangenen Sprößlinge entsprechen, während der andere ganz normale Verhältnisse zeigt. Diesen Teilungsmodus konnte ich jedoch nur selten beobachten. Meist teilte sich gleichzeitig der eine der beiden Mikronuklei nnd es konnte dann die Verteilung der Kerne auf die beiden Teilsprößlinge wieder zwei Modifikationen aufweisen.

Entweder erhielt:

Tier a: einen neuen MaN. die Hälfte des geteilten MiN. und den alten MaN. (Fig. 41 a);

Tier b: einen neuen MaN. und zwei Mikronuklei, den einen ungeteilten und die Hälfte des anderen (Fig. 41 b);

oder es erhielt:

Tier a: einen neuen MaN., zwei Mikronuklei und den alten MaN. (Fig. 42);

Tier b: einen neuen MaN. und einen MiN.

In dem letzteren Falle waren bei Tier b am Ende der Teilung schon normale Verhältnisse eingetreten, während Tier a eine Überfülle von Kernen zeigte, die beim ersten Anblick, und ohne Kenntnis des Verlaufs der Teilung, befremdet und den Gedanken an anormale Verhältnisse nahe legt. Doch ist durch meine zahlreichen übereinstimmenden Befunde an gut ernährtem Material sicher gestellt, daß diese beiden Modi der Teilung nebeneinander vorkommen und weder der eine noch der andere als anormal anzusehen ist.

Welch äußere oder innere Umstände diese Verschiedenheiten bedingen, vermag ich nicht zu entscheiden, da auch hier wieder scheinbar ganz gleichen Verhältnissen unterworfene Tiere verschiedenes Verhalten zeigten, während verschiedene Vorbedingungen zuweilen zu übereinstimmenden Resultaten führten.

Die wechselnde Verteilung der Kerne auf die beiden Teilsprößlinge scheint mehr zufällig, d. h. durch die Lage des sich nicht teilenden neuen MiN. bedingt zu sein. Liegt derselbe z. B. wie in Fig. 40 (n. m. 2), so ist schwer zu entscheiden, welchem der beiden Sprößlinge er zufallen wird.

Wir sehen demnach in einer Anzahl von Tieren am Ende dieser ersten Teilung die normalen Verhältnisse noch nicht wieder hergestellt.

Auf diese folgt nun sehr rasch, d. h. nach $^1/_2$—1 Tag, die zweite Teilung und es wird daher nicht verwundern, daß auch bei dieser normale Verhältnisse noch nicht immer eingetreten sind. Entweder kann die vollständige Rückbildung des alten MaN. sich verzögern oder der überschüssige MiN. bei der zweiten Teilung und wenn derselben schnell eine dritte folgt, auch während dieser erhalten bleiben (Fig. 43).

So isolierte ich z. B. von zwei am 2. Juni $^1/_2$7 Uhr morgens getrennten Konjuganten einer Syzygie je einen in einem Uhrschälchen; am 5. morgens 6 Uhr fanden sich in jeder Schale zwei Tiere, von denen ein Paar fixiert wurde und in Fig. 41 a u. b abgebildet ist. Am 6. morgens 9 Uhr fanden sich in der Parallelkultur vier Tiere, die, wie sich bei der Untersuchung herausstellte, sich sämtlich in Teilung befanden; d. h. also in der dritten Teilung; zwei von ihnen zeigten erst eine schwache Vergrößerung des MiN., Nr. 3 ein typisches Diasterstadium, Nr. 4 einen MiN. im Hantelstadium und daneben den noch wohlerhaltenen, überzähligen MiN. (Fig. 43); doch ist anzunehmen, daß normale Verhältnisse auch hier sehr bald eintreten und im allgemeinen schon bei der zweiten Teilung nach Trennung der Syzygie wieder hergestellt sind.

Es erübrigt jetzt nur noch die Bütschli'schen Abbildungen zu identifizieren, von denen ich schon bemerkte, daß sie Tiere nach der ersten Teilung darstellen. Es handelt sich um die Figg. 16, 17 u. 19 seiner Tafel VII. Fig. 16 u. 17 scheinen meiner Fig. 41 a zu entsprechen, d. h. also einen alten und einen neuen MaN. und je einen MiN. zu enthalten, der in Fig. 16 sich vielleicht eben zur zweiten Teilung anschickt. Makronuklei, wie den auf Bütschli's Fig. 19 dargestellten, fand ich auch auf meinen Präparaten; er macht allerdings den Eindruck als sei er das Verwachsungsprodukt zweier Kerne und besonders in Kombination mit den Figg. 16 u. 17 lag eine solche Annahme nahe. Doch beweisen meine Präparate, daß dies nicht der Fall sein kann, da der sich rückbildende MaN. in dem einen der von mir beobachteten derartigen Fälle sicher in dem aus der gleichen Teilung hervorgegangenen Schwestertier enthalten war. Ich möchte die den neuen MaN. durchquerende Furche daher nur für ein bei der Präparation entstandenes Kunstprodukt halten.

Hiermit wäre ich am Schlusse meiner Mitteilung über den normalen Verlauf der Konjugation von Paramaecium bursaria angelangt

und ich hoffe, daß ich durch die fast lückenlose Folge der beobachteten Stadien imstande war, größere Irrtümer zu vermeiden.

An der Hand der vorliegenden Abbildungen und Schematas wird es leicht möglich sein, auch einzelne aufgefundene Stadien zu identifizieren, und die Klarheit und Einfachheit der Verhältnisse machen Paramaecium bursaria, wie mir scheint, zu einem weit geeigneteren Typus der Konjugation als Paramaecium candatum, welches bisher stets gewählt wurde.

Ich hatte bis zur zweiten Teilung des MiN. vor der Karyogamie nach Schilderung der Kernverhältnisse, stets auf parallele Erscheinungen bei der Befruchtung der höheren Tiere hingewiesen. Für die folgende Teilung in weiblichen und männlichen Vorkern (oder stationären und Wanderkern) sowie deren Verschmelzung habe ich dies noch nachzuholen.

O. HERTWIG leitet den Abschnitt über die Morphologie der Befruchtung in seinem Werke: „Zelle und Gewebe" mit den Worten ein:

„Bei drei Objekten ist bisher der Befruchtungsprozeß am eingehendsten bis in das feinste Detail hinein verfolgt worden, am tierischen Ei, am Embryosack der Phanerogamen und bei den Infusorien. Trotzdem die drei Objekte den verschiedenen Reichen der Organismenwelt angehören, zeigen sie uns eine wunderbare Übereinstimmung in allen einzelnen Teilen der Befruchtung."

HOYER hält (in seiner schon mehrfach erwähnten Arbeit über Colpidium colpoda) diese Ansicht für zu optimistisch.

Er bemerkt dazu: „Für die Richtungsteilungen mag dieser Satz noch seine Geltung behalten; mit welchem Stadium des Befruchtungsvorganges soll aber die nächste Kernteilung der Ciliaten, welche zur Bildung des Wanderkerns und des stationären Kerns führt, in Parallele gesetzt werden?"

Schon R. HERTWIG betonte diese Verschiedenheit. Da er die Schwierigkeit nicht beseitigen kann, nämlich: „daß bei dem Ei von vier Kernen einer zum Eikern wird, bei den Infusorien dagegen der vierte Kern sich noch einmal teilen muß, ehe der dem Eikern physiologisch vergleichbare stationäre Kern entsteht," so möchte er annehmen, daß die Reifungsprozesse der Infusorien und diejenigen der Metazoeneier unabhängig voneinander entstanden sind und ihre Ähnlichkeit nur gleichartigen physiologischen Bedingungen verdanken.

Ich gebe die Tatsache zu, daß sich für die letzte Teilung des MiN. der Ciliaten bei den Metazoen keine Parallele findet, doch kann ich mich der Schlußfolgerung R. HERTWIG's nicht ganz anschließen und komme darauf später noch zurück.

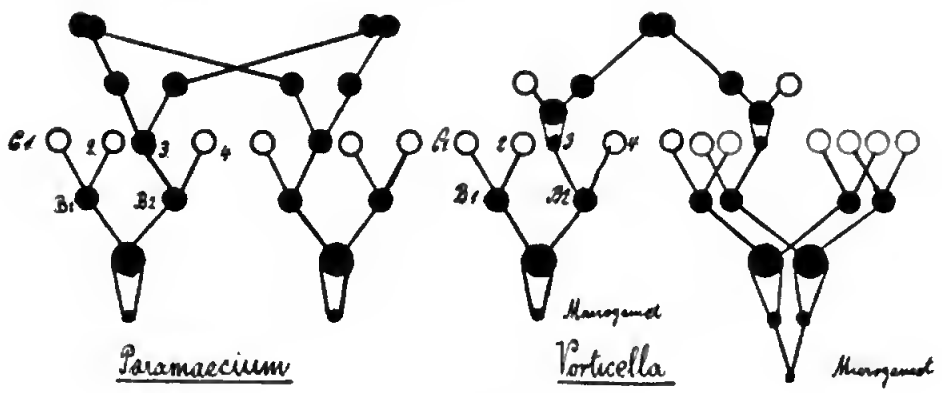
Digitized by Google

Andere Autoren hingegen meinten eine Parallelerscheinung für die dritte Teilung des MiN. bei den Metazoen zu finden. Boveri (91) äußerte die Ansicht, diese Teilung des MiN. sei mit der ersten Furchungsteilung des Eies in Parallele zu setzen, doch wurde dieselbe dadurch unhaltbar, daß die zum Ausgangspunkt gewählte Kopulation (resp. totale Konjugation) der Noctiluca, wie sie Ischikawa (91) beschreibt, sich nach den Untersuchungen Doflein's (00) als Teilung erwies; ich will daher nicht näher darauf eingehen.

Giard (90) endlich glaubt in seiner Arbeit: „Sur les globules polaires et les homologues de ces éléments chez les Infusoires ciliés" eine Homologie feststellen zu können, die ich für verfehlt halte.

Indem ich mich hierüber etwas ausführlicher äußere, will ich gleichzeitig meine eigene Meinung über die Deutung der dritten Teilung des MiN. erörtern.

Giard ist der Ansicht, daß die dritte Teilung des MiN. der zweiten Richtungsteilung homolog sei. Er sagt: „Le second globule polaire est en effet le noyau frère du pronucleus femelle" und fährt ungefähr in folgendem Sinne fort, wozu ich, um die Verständigung zu erleichtern, die Schemata der Konjugation von Paramaecium caudatum und Vorticella (nach Maupas) beifüge, an welchen Giard seine Ansichten erläutert.



Schema I.

Sind wie bei den Paramaecien und der Mehrzahl der Ciliaten zwei Kopulationskerne in jedem Konjuganten, so besitzt einer dieser Kerne dem anderen gegenüber nach Giard die Bedeutung des zweiten Polkörpers. Bei allen Metazoen sei der zweite Polkörper rudimentär, ebenso bei den Vorticellen, deren Verhalten sich dem der Mehrzelligen am meisten nähere. Der erste Polkörper entstehe durch Teilung des Kernes B. 2 in C. 3 u. 4. Der nochmaligen Teilung des

ersten Polkörpers vieler Metazoen entspräche die Teilung des Kernes C. 4 bei den Euplotinen und Oxytrichinen; der Kern B. 2 sei dem Eikern (vor der Bildung der Richtungskörper) und der ihm morphologisch gleichwertige Kern B. 1 den Nährzellen im Ei der Insekten etc. vergleichbar. Die von MAUPAS aufgestellten Homologien des Stadiums A. mit dem Wachstum des Eies, sowie der Teilungen B. u. C. mit den Richtungsteilungen seien zu verwerfen, weil MAUPAS von einem ganz willkürlichen Stadium ausgehe, wozu er nur durch die Ähnlichkeit des Stadiums A. der Ciliaten mit der Wachstumsperiode des Eies veranlaßt werde, welche Ähnlichkeit aber, wie das Wachstumsstadium des Kernes C. 3 der Vorticelliden beweise, nicht als ausschließliches Charakteristikum gerade des oben erwähnten Stadiums A. anzusehen sei.

Zunächst muß ich gegen diese Auffassung GIARD's einwenden, daß mir der von MAUPAS gewählte Ausgangspunkt weit weniger willkürlich gewählt scheint als derjenige, welchen GIARD annimmt. Einmal ist die merkwürdige Sichelform des MiN. im Stadium A. sehr charakteristisch für die Ciliaten zu Beginn der Konjugation und ferner besitzt sie auffallende Ähnlichkeiten mit dem Eikern während seiner Wachstumsperiode, weshalb dieses Stadium nach meiner Ansicht den sichersten und wahrscheinlichsten Ausgangspunkt für Vergleiche bildet. Ich möchte dem, was ich im Anschluß an meine Untersuchungen schon oben p. 212 hierüber erwähnte, noch weiter hinzufügen, daß diese Umbildungsprozesse des Eikerns und des MiN. auch darin einander gleichen, daß sie eine große Pause zwischen zwei Teilungen des Kerns verursachen, und daß, im Gegensatz hierzu die beiden nächsten Teilungen (die sogen. Richtungsteilungen) ohne ein Ruhestadium des Kerns aufeinanderfolgen.

Im Makrogameten der Vorticellinen, die die Hauptstütze der GIARD'schen Theorie bilden, liegen die Verhältnisse ebenso. Das Größerwerden des Kerns C. 3 scheint mir nach den Abbildungen MAUPAS' nur der Beginn der nächsten Teilnng zu sein, zeigt aber durchaus keine Ähnlichkeit mit dem Stadium A., wie GIARD meint. Die Mikrogameten hingegen weisen so viele, durch ihre erst sekundär erworbene geschlechtliche Differenzierung abgeänderte Charaktere auf, daß sie für Vergleiche mit den Metazoen, welche phylogenetisch jedenfalls keine direkten Beziehungen zu den Vorticellinen haben, nicht verwendbar sind.

Auch die Rückbildung des zweiten Kopulationskernes der Vorticellinen ist meiner Ansicht nach nur ein Beweis dafür, daß ihre totale Konjugation aus der partiellen der übrigen Ciliaten hervor-

ging und daher nur für die Phylogenie dieser Gruppe von Interesse ist; sie darf aber durchaus nicht als ein den Metazoen homologes Verhalten betrachtet werden, da die Metazoen nur aus gemeinsamer Wurzel mit den Infusorien entstanden, zu denken sind, was auch Giard zugibt. Sie haben sich von letzteren aber, meiner Ansicht nach, nicht so spät, wie dies Giard anzunehmen scheint, sondern schon vor Ausbildung der partiellen Konjugation getrennt.

Bütschli führt die eben ausgesprochenen Vorstellungen schon in seinem Protozoenwerke (p. 1598) aus und fügt die Phylogenie der Befruchtungsvorgänge betreffend, hinzu, was ich hier in etwas abgeänderter Form wiedergebe. Alle drei Reiche: Infusorien, Metazoen und Metaphyten stammen wahrscheinlich von Formen mit totaler Konjugation (Kopulation) ab; für die Mehrzelligen bot dieselbe die größten Vorteile und wurde beibehalten, da mit Eintritt der Arbeitsteilung zwischen Geschlechts- und Gewebezellen für eine reichliche Vermehrung und Ernährung der ersteren so gesorgt war, daß durch die Ausbildung konjugativer Prozesse kein Vorteil erwachsen wäre — ganz abgesehen davon, daß die Differenzierung der Geschlechtszellen bei den Metazoen und Metaphyten ein derartiges Verhalten ausschloß — während bei den Protozoen die Konjugation über die Kopulation triumphierte, weil sie die Individualitäten beider Konjuganten erhielt.

Nach dieser Betrachtungsweise scheint es sehr wahrscheinlich, daß die Metazoen eine der partiellen Konjugation angepaßte dritte Teilung in die beiden Kopulationskerne nie besessen haben können. Da ferner in ihrer Ahnenreihe eine solche partielle Konjugation, aller Wahrscheinlichkeit nach, nie vorkam, kann auch der zweite Richtungskörper der Metazoen unmöglich als ein rudimentärer Wanderkern der Ciliaten aufgefaßt werden. Sind wir aber zu dieser Erkenntnis gelangt, so können wir die Stadien A., B., C. von Maupas ohne jeden Zwang in der von Maupas, R. Hertwig, Häcker und vielen anderen und auch von mir vorgeschlagenen Weise auffassen und finden zugleich eine Erklärung dafür, daß den Metazoen die dritte Teilung des Eikerns fehlen kann, ohne daß wir deshalb die Homologie der beiden ersten Teilungen bei den Ciliaten mit den Richtungsteilungen der Metazoen bezweifeln dürfen.

Die Homologien der beiden Richtungsteilungen in der gesamten Organismenwelt wurden in neuerer Zeit besonders eingehend von Strassburger, Häcker, E. B. Wilson u. a. erörtert und auch auf die Phanerogamen ausgedehnt. Ich möchte auch dies hier nicht unerwähnt lassen, da diese Verhältnisse von allgemein biologischem Interesse sind.

Die beiden ersten Teilungen im Embryosack der Phanerogamen sind es, welche ganz allgemein mit den Richtungsteilungen des Eies der Metazoen in Parallele gesetzt wurden; besonders Häcker (97—99) äußert sich hierüber eingehend. Ich will seine Ansichten hier ausführlicher erörtern und zugleich zeigen, daß nach den neuesten Untersuchungen auf botanischem Gebiete dieselben doch nicht mehr in ihrem ganzen Umfange aufrecht zu halten sind.

Häcker (99) führt S. 137 fast wörtlich folgendes aus: Die genannten Teilungserscheinungen (d. h. die zwei ersten Teilungen im Embryosack der Phanerogamen und die Richtungsteilungen der Metazoeneier) lassen sich nicht nur ganz allgemein, etwa im Sinne von vorbereitenden Prozessen, miteinander vergleichen, sondern sie zeigen auch im einzelnen auffallende morphologische und physiologische Übereinstimmungen, welche auf eine homologe biologische Bedeutung schließen lassen. Er führt dann die Vergleichspunkte näher aus und hebt die Reduktion der Chromosomenzahl zu Beginn der ersten Teilung und deren heterotypischen Verlauf hervor, sowie die schnelle Folge der beiden Teilungen und andere Punkte, auf die ich nicht näher eingehen will. Dann fährt er fort: Im ganzen also sind die Teilungsakte der tierischen Eireife mit den beiden ersten Teilungen der Eibildung der Phanerogamen und dem Vierteilungsprozeß der Sporenbildung der Kryptogamen zu vergleichen, während der dritte Teilungsschritt, welcher bei der Eibildung der Phanerogamen hinzukommt, ein Vorgang sui generis ist und zunächst ohne Homologie dasteht.

Bei dem damaligen Stande unseres Wissens war diese Ansicht berechtigt; nach den neueren Untersuchungen von Schniewindt-Tiess (01) ist sie jedoch etwas zu modifizieren.

Diese Untersuchungen haben gezeigt, daß die Reduktion der Chromosomen, die bei den Kryptogamen mit der ersten der beiden Teilungen der Sporenmutterzelle auftritt, bei gewissen Phanerogamen (wie Lilium, Tulipa) bei der ersten Teilung im Embryosack stattfindet, indem in diesen Fällen die Embryosackmutterzelle (welche der Sporenmutterzelle homolog ist) durch direktes Heranwachsen, d. h. ohne Teilung, zum Embryosack (= Spore) wird. Bei anderen Phanerogamen, deren Embryosackentwicklung eine ursprünglichere geblieben ist, finden sich noch eine oder die beiden Teilungen der Embryosackmutterzelle (= Sporenmutterzelle), wobei die reduzierte Chromosomenzahl schon bei der einen oder der ersten der beiden Teilungen der Embryosackmutterzelle auftritt, also vor Bildung des Embryosackes. Demnach sind die verschiedenen Embryosackbildungen der

Phanerogamen unter sich nicht völlig homolog, und nur bei den ersterwähnten Gattungen (Lilium und Tulipa) lassen sich die beiden ersten Teilungen im Embryosack mit den Reifungsteilungen des Eies in Parallele setzen, denn nur hier führen die Reduktionsteilungen auch zur Reife der Geschlechtskerne.

Wir können nach dem oben geführten Vergleich zwischen Metazoen und Ciliaten die beiden ersten Teilungen des MiN. bei der Konjugation als dritte Parallele zu den Reifungsteilungen im Ei der Metazoen und den beiden ersten Embryosackteilungen bei Lilium und Tulipa hinzufügen, obgleich eine Reduktion der Chromosomenzahl wegen der großen Menge derselben bei Paramaecium bursaria nicht zu ermitteln war.

Bei den Ciliaten finden wir, meiner Ansicht nach, auch eine Parallele für die dritte Teilung im Embryosack der Phanerogamen, die nach Häcker und Wilson ganz isoliert dasteht.

Die dritte Teilung im Embryosack führt bekanntlich zur Bildung des Eikerns und des sog. oberen Polkerns, welche, wie neuere Untersuchungen von Nawaschin (99), Guignard (00) u. a. gezeigt haben, zur Zeit der Befruchtung beide mit je einem Spermakern verschmelzen und so durch einen doppelten Befruchtungsakt dem Embryo und dem Endosperm den Ursprung geben. Ebenso führt auch die dritte Teilung des MiN. zur Bildung zweier Kopulationskerne.

Ähnliche physiologische Verhältnisse haben also weitgehende morphologische Übereinstimmungen herbeigeführt und zwei bisher isoliert dastehende Erscheinungen damit eine Erklärung gefunden, ohne daß wir einen gemeinsamen Ausgangspunkt für sie annehmen dürfen.

Wir sahen demnach, daß die Geschlechtskerne der Metazoen, die gewisser Angiospermen und die der Ciliaten weitgehende Übereinstimmungen in ihrer Entwicklung zeigen, welche höchst wahrscheinlich zum Teil ein Ausdruck gemeinsamen Ursprungs dieser drei Gruppen sind, zum Teil dagegen durch besondere physiologische Bedingungen hervorgerufen wurden.

Volle Sicherheit in der Beurteilung dieser Verhältnisse ist vorerst nicht möglich, da wir uns über ihre phylogenetische Entwicklung nur sehr ungenaue Vorstellungen bilden können und auch die tatsächlichen Vorgänge noch sehr verschieden beurteilt werden.

Sind somit diese der Befruchtung vorangehenden Teilungen auch jetzt noch verschiedenen Deutungen unterworfen, so waren doch die Kopulation der Geschlechtskerne der Ciliaten und andererseits die aus dieser Tatsache gezogenen Vergleiche mit den Metazoen und

Metaphyten seit den Untersuchungen von Maupas und R. Hertwig allgemein anerkannt. Hoyer (99) hingegen macht hiervon eine Ausnahme. Weder Maupas noch er konnten bei Colpidium colpoda eine Verschmelzung der Kopulationskerne beobachten. Maupas hat eine solche dennoch mit Rücksicht auf die positiven Befunde bei anderen Ciliaten angenommen, während Hoyer ihr Vorkommen nicht nur für Colpidium leugnet, sondern überhaupt an der Berechtigung einer Verallgemeinerung der Kopulation zweifelt und es für möglich hält, daß das Ausgetauschtwerden von Kernen und Cytoplasma genüge, um die Weiterentwicklung des Individuums anzuregen. Dieses aber sei eine bedeutsame Abweichung von dem Verhalten der Eizelle und deshalb eine Parallelisierung der Befruchtung der Metazoen und der Konjugation der Ciliaten nicht mehr möglich, da seiner Meinung nach eine Kopulation der MiN.-Produkte nicht die Regel bildet.

Um einen Beweis für die Richtigkeit seiner an Colpidium gewonnenen Anschauung zu erbringen, fügt er jedoch noch folgendes hinzu: „Hierfür sprechen auch die experimentellen Untersuchungen der Brüder Hertwig, Boveri u. a., vornehmlich aber die neuesten Versuche von Delage an Seeigeleiern, wodurch bewiesen wird, daß kernlose Eifragmente durch das Eindringen des Spermas mit Erfolg befruchtet werden können und entwicklungsfähig sind."

Diese Versuche zeigen doch aber auch, daß die Befunde Hoyer's keineswegs die Lehre von der großen Übereinstimmung des Befruchtungsaktes erschüttern.

Mir scheinen die negativen Ergebnisse Hoyer's nicht beweiskräftig genug, um die Ansicht Maupas' zu widerlegen. Die positiven Ergebnisse von Maupas, R. Hertwig und mir über die Kopulation der Geschlechtskerne können, als dem normalen Verhalten entsprechend, nicht angezweifelt werden, ebensowenig wie die normale Vereinigung von Ei und Spermakern. Wir können bei der weiten Verbreitung dieser Prozesse daher die Ergebnisse Hoyer's nur als unvollständig oder auf anormalen Verhältnissen beruhend auffassen und müssen weiteren Untersuchungen am gleichen und anderen Objekten die endgültige Lösung dieser Frage überlassen.

Auch für die erste Furchungsteilung des befruchteten Eikerns findet Hoyer kein Analogon bei den Ciliaten, da er — wie schon erwähnt, die Sichelstadien für hierher gehörig hält und demzufolge diese Furchungs- oder Wanderspindel, wie er sie nennt, als für die Ciliaten spezifisch und nicht mit den Befruchtungsvorgängen vergleichbar ansieht.

Ich habe auf die Übereinstimmung mit der ersten Furchungsteilung schon früher hingewiesen und verweise daher auf das S. 217 u. 218 hierüber Gesagte.

Somit wäre ich am Schlusse meiner Beobachtungen über die Konjugation von Paramaecium bursaria und der sich anknüpfenden Betrachtungen und möchte nur noch auf einige der zahlreichen anormalen Stadien hinweisen, welche ich im Laufe der Untersuchungen fand.

Anormale Konjugationsstadien.

Dieselben traten zuerst in großer Zahl in einer Kultur auf, welche schon 3—4 Monate in einer relativ kleinen Glasschale gehalten wurde, so daß wahrscheinlich mangelhafte Nahrung eine Degeneration der Tiere herbeigeführt hatte. Später erhielt ich anormale Stadien, als ich einzelne Paare einer Kultur, die stets normale Tiere enthielt, im heißen Sommer nachts in den Eisschrank stellte, und zwar, wie es scheint, namentlich bei solchen Syzygien, bei denen das Überwandern der Kerne noch nicht stattgefunden hatte und das in irgend welcher Weise durch die plötzliche Temperaturerniedrigung anormal verlief.

Ich hatte diese Tiere nachts in den Eisschrank gestellt, um ihre Entwicklung zu hemmen und möglichst noch am nächsten Morgen die Überwanderung der Kerne zu beobachten, welche meist nachts stattzufinden pflegte. Tatsächlich fand ich einige der Tiere am Morgen noch vereint, jedoch war deren Weiterentwicklung stets anormal, während diejenigen Tiere, welche sich schon getrennt hatten, und bei denen daher der Kernaustausch jedenfalls schon vollzogen war, bevor sie in den Eisschrank kamen, sich normal weiter entwickelten. Bei Tieren, die sich während der zweiten und dritten Teilung der Mikronuklei vor dem Kernaustausch im Eisschrank befanden, wurde die Rückbildung der abortiven Kerne teils gefördert, teils wurden dieselben zu erneuter Teilung veranlaßt, welche bei normalem Verlauf nicht stattfindet.

Bei einer Syzygie zeigte z. B. der eine Konjugant das normale Verhalten der Fig. 16, d. h. also das Ende der zweiten Teilung der MiN.; im anderen Konjuganten dagegen hatte sich der abortive Kern aus der ersten Teilung (m2) aller Wahrscheinlichkeit nach nochmals geteilt und das Individuum enthielt daher vier gleichartige MiN.-Spindeln, von denen eine der Grenze der beiden Konjuganten anlag.

Ein etwas späteres Stadium gleicher Art zeigte das Diasterstadium der dritten Teilung in beiden Konjuganten; der eine enthielt einen, der andere drei rückgebildete abortive Teilkerne. Es war dieses das einzige Mal, daß ich drei solche rückgebildete Körper fand, und dies auch nur in einem der Konjuganten, was in Rücksicht auf die zahlreichen Präparate, bei denen die Rückbildung des einen MiN. sofort nach der ersten Teilung stattfindet, keinen Zweifel darüber läßt, daß letzteres Verhalten das normale ist.

Eine andere Syzygie zeigte im linken Konjuganten die MiN.-Spindel der dritten Teilung, während im rechten Konjuganten beide MiN.-Spindeln der zweiten Teilung in Rückbildung begriffen waren. Dementsprechend fand ich auch Syzygien, bei denen ein Konjugant gar keinen MiN. mehr enthielt, während der andere Kerne von so abnormer Beschaffenheit zeigte, daß ihre Herkunft sich nicht mehr nachweisen ließ (Fig. 45).

Charakteristisch für alle diese abnormen Fälle war es, daß beide Konjuganten sich stets verschieden verhielten. Die bisher geschilderten Abnormitäten waren sämtlich solche, bei denen ein Überwandern der Kopulationskerne nicht stattgefunden hatte.

Ein weiterer Typus der anormalen Entwicklung, welche durch Beeinflussung der Überwanderung herbeigeführt wird, soll jetzt besprochen werden. Eine Syzygie, bei der unter dem Einfluß der Kälte nur der eine Kopulationskern in das andere Tier übergewandert und mit den beiden Kopulationskernen desselben verschmolzen war, stellt Fig. 44 rechts dar. Im anderen Konjuganten ist der stationäre Kern abermals in Teilung begriffen; es wäre interessant zu erfahren, wie solche Stadien sich weiterhin entwickeln. Vielleicht ist das 6—7 Stunden nach beendeter Konjugation fixierte Tier (Fig. 46) als Weiterentwicklung des im rechten Konjuganten der Fig. 44 dargestellten Verhaltens aufzufassen. Anstatt der zwei MiN. und der zwei sich neu entwickelnden MaN. des normalen Zustandes des Exkonjuganten enthält es nicht weniger als zehn Mikronuklei und sechs neue MaN.-Anlagen, sowie den alten MaN. Andere Präparate zeigten Übergänge zwischen diesem und dem normalen Verhalten.

Im Gegensatz dazu fand ich auch in den Hungerkulturen die in nachfolgendem beschriebenen Individuen, die gar keinen MiN. mehr enthielten und schließlich ganz kernlos wurden. $6^1/_2$—7 Tage nach aufgelöster Konjugation fixierte ich z. B. einen in der ersten Teilung befindlichen Exkonjuganten, dessen beide Teilsprößlinge schon deutliche Mundbildung zeigten (Fig. 47). Er enthielt vier MaN.-ähnliche Kerne, von denen man nach ihrer Lage wohl annehmen

kann, daß sie auf den einen Teilsprößling übergehen werden. Ähnlich lagen auch die Verhältnisse bei einem anderen Tier, welches sich 5—6 Tage nach Auflösung der Konjugation zum ersten Male geteilt hatte. Der eine aus der Teilung hervorgegangene Sprößling wurde einen Tag nach der Teilung fixiert und enthielt nur einen MaN. Der zweite Teilsprößling teilte sich zwei Tage nach der ersten Teilung wieder und die beiden so entstandenen Tiere wurden 1—2 Tage nach dieser Teilung getötet. Beide Tiere besaßen einen wohlausgebildeten Mund; in dem einen lagen drei MaN.-artige Gebilde dicht nebeneinander; der andere Sprößling dagegen war völlig kernlos (Fig. 48a u. b). Die Teilung dieser Tiere war durch den fehlenden MiN. und überhaupt durch die anormalen Verhältnisse nicht verzögert worden. Es wäre nun sehr interessant, das weitere Schicksal der beschriebenen Abnormitäten kennen zu lernen, zu erfahren, ob und unter welchen Umständen normale Verhältnisse wieder eintreten können, ob namentlich der Nebenkern sich aus dem Hauptkern regenerieren kann, wie LE DANTEC (97) annimmt.

Ich glaube, daß für derartige Experimente Temperaturveränderungen geeigneter sind, weil sie besser zu kontrollieren und leichter zu unterbrechen sind als Hungerkulturen, und ich beabsichtige dieselben sobald als möglich an geeigneten Formen fortzusetzen. Eine Anzahl anderer interessanter Stadien, die ich mir nicht recht zu erklären weiß, will ich daher vorerst unerwähnt lassen und auch auf die hierher gehörige Literatur erst bei einer ausführlichen Untersuchung zu sprechen kommen.

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut zu Heidelberg auf Anregung und mit freundlicher Hilfe von Herrn Prof. BÜTSCHLI ausgeführt; ich sage ihm hierfür meinen herzlichen Dank. Herrn Prof. SCHUBERG bin ich für manchen Rat und freundliche Überlassung von Material zu Dank verpflichtet.

Heidelberg, Februar 1904.

Literaturverzeichnis.

58. BALBIANI, G.: L'existence d'une génération sexuelle chez les Infusoires. Journ. de la Physiol. Bd. I 1858.

61. —: Dès phenomènes sexuels des Infusoires. Ibid. Bd. IV 1861.

81—82. —: Les Organisms unicellulaires. Leçons faites au collège de France. Journ. de Micrographie T. V u. VI 1881—82.

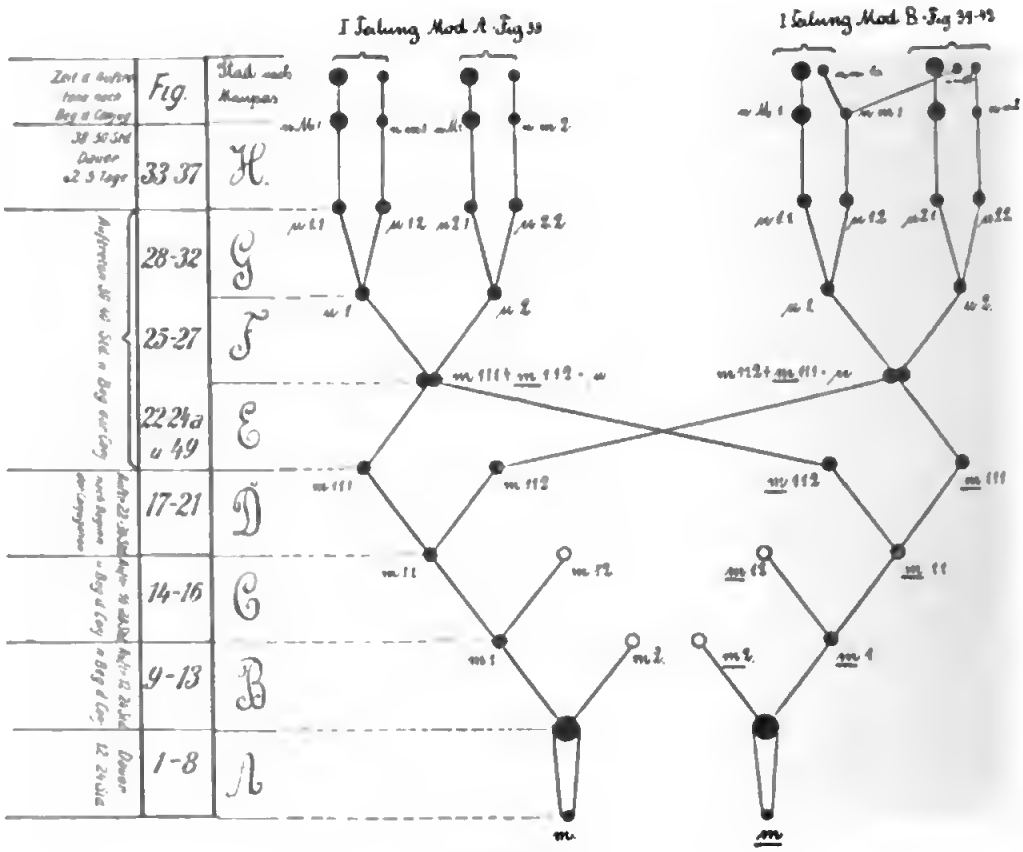
91. BOVERI, TH.: Befruchtung. Anat. Hefte Bd. I Abt. II Ergebnisse 1891.
76. BÜTSCHLI, O.: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. der Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. X 1876.
87–89. —: Infusorien. BRONN's Klassen und Ordn. des Tierreichs Bd. I Abt. III Leipzig 1887—89.
02. CALKINS, G. N.: Studies on the life history of Protozoa. I. Life-Cycle of Paramæcium caudatum. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen Bd. XV 1902.
99. CARNOY, J. B. u. LENAUN, H.: La vésicule germinative et les Globules polaires des Batraciens. La Cellule Bd. 16 1899.
*34. CARUS, C. G.: Lehrbuch der vergl. Zootomie. Aufl. II Bd. II p. 424 Anm.
51. COHN, F.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III 1851.
99. DOFLEIN, F.: Über die Fortpflanzung von Noctiluca. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München 1899 H. III.
00. —: Zur Morphologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctiluca und anderen Organismen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 14 H. 1 1900.
62. ENGELMANN, TH. W.: Zur Naturgeschichte der Infusionstiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI 1862.
76. —: Über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. Morph. Jahrbuch Bd. I 1876.
*36. FOCKE, G. W.: Über einige Organisationsverhältnisse bei polygastrischen Infusorien und Rädertieren. Isis 1836.
*45. —: Andeutungen über die Ergebnisse seiner ferneren Untersuchungen über die polygastrischen Infusorien. Amtl. Ber. d. 22. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte Bremen Bd. II 1845.
90. GIARD, A.: Sur les globules polaires et les homologues de ces éléments chez les Infusoires ciliés. Bull. scientif. de la France et de la Belgique Bd. 22 1890.
02. GOLDSCHMIDT, R.: Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71 1902.
86. GRUBER, A.: Der Konjugationsprozeß bei Paramaecium aurelia. Ber. d. naturf. Gesellsch. Freiburg Bd II 1886.
88. —: Über die sexuelle Fortpflanzung und Konjugation. Zeitschr. Humboldt 1888.
00. GUIGNARD, L.: L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. des sc. nat. Botanique Bd. XI 1.
97. HÄCKER, V.: Fortpflanzungsvorgänge der Tiere und Pflanzen. Biol. Zentralbl. Bd. XVII 1897.
98. —: Vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verh. d. deutsch. zool. Gesellsch. 1898.
99¹. —: Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. 1899.
99². —: Reifungserscheinungen. MERKEL & BONNET, Ergebnisse d. Anat u. Entwicklungsgeschichte Bd. VIII.
03. HAMBURGER, C.: Beiträge zur Kenntnis von Trachelius ovum. Arch. f. Protistenk. Bd. II 1903.
02. HARTMANN, M.: Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 15 1902.
93. HERTWIG, O.: Die Zelle und die Gewebe. Bd. I 1893.

89. Hertwig, R.: Über die Konjugation der Infusorien. Abh. d. kgl. bayr. Akad. der Wissenschaften II. Klasse Bd. XVII. 1. Abt. 1889.
92. —: Über Befruchtung und Konjugation. Verh. d. deutsch. zool. Gesellsch. Leipzig 1892.
99. Hoyer, H.: Über das Verhalten der Kerne bei der Konjugation des Infusors Colpodium colpoda St. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte Bd. 54 1899.
91. Ischikawa, C.: Vorläufige Mitteilung über die Konjugationserscheinungen bei den Noctilucen. Zool. Anz. Bd. XIV 1891.
84. Jickeli, C. F.: Über die Kernverhältnisse der Infusorien. Zool. Anz. Bd. 7 1884.
97. le Dantec: La régénération du micronucleus chez quelques Infusoires ciliés. Comptes rendus Ac. Sc. Paris T. 125 1897.
03. Loisel, G.: Expériences sur la conjugaison des Infusoires. Zool. Anz. Bd. 26 1903.
86[1]. Maupas, E.: Sur la conjugaison des Infusoires ciliés. C. R. Ac. sc. Paris Bd. 102 1886.
86[2]. —: Sur la conjugaison des Paramécies. Ibid. Bd. 103 1886.
87[1]. —: Sur la conjugaison des Ciliés. Ibid. Bd. 105 1887.
87[2]. —: Théorie de la sexualité des Infusoires ciliés. Ibid. Bd. 105 1887.
87[3]. —: Sur la conjugaison du Paramœcium bursaria. Ibid. Bd. 105 1887.
88[1]. —: Sur la conjugaison des Vorticellides. Ibid. Bd. 106 1888.
88[2]. —: Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires Ciliés. Arch. de Zool. expér. et generale S. II Bd. VI.
89. —: Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. Arch. de Zool. expér. et generale S. II Bd. VII.
98. Mottier, D. M.: Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 31 1898.
99. Nawaschin: Neue Beobachtungen über Befruchtung bei Fritillaria und Lilium. Bot. Centralbl. 77, 2 1899.
88. Plate, L.: Protozoenstudien. Zool. Jahrb. morph. Abt. Bd. III.
01. Schniewindt-Piess: Die Reduktion der Chromosenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. 1901.
54. Stein, Fr.: Die Infusionstiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. 1854.
67. —: Der Organismus der Infusionstiere. Bd. II 1867.
94. Strassburger, E.: Über periodische Reduktion der Chromosenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Zentralbl. Bd. XIV.
97. —: Cytologische Studien aus dem Bonner botanischen Institut. (Über Befruchtung p. 252.) 1897.
00. —: Reduktionsteilung im Pflanzenreich. Histol. Beitr. H. 6.
02. Warming, E.: Handbuch der systematischen Botanik. 2. Aufl. von Dr. M. Möbius. 1902.
00. Wilson, E. B.: The Cell in Development and Inheritance. 1900.

Figurenerklärung.

Tafel VII—IX.

Die Figuren wurden bis auf wenige Ausnahmen mit dem Zeichenapparat in der Höhe des Objekttisches entworfen. Bis zu Fig. 45 sind sie nach Totalpräparaten, die in der auf S. 203 angegebenen Weise mit Alaunkarmin gefärbt waren, gezeichnet. Die Struktur des Hauptkerns wurde zuweilen vernachlässigt, besonders da, wo eine Ausführung derselben die Struktur und Lage des Nebenkerns verdeckt und unklar gemacht hätte. Von Fig. 30 an, wo die Struktur anfängt von Wichtigkeit zu sein, ist sie mit möglichster Treue wiedergegeben. Fig. 2b, 3a und 32 geben ungefähr den Eindruck des MaN. bei 500, 1000 und 375facher Vergrößerung wieder. Fig. 49—52c sind Schnittpräparate; Beh. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und Nachfärbung mit Säurefuchsin. Schnittdicke 2—3 μ.



Schema II.

Tafel VII.

Fig. 1. Haupt- und Nebenkern isoliert. Vergr. 500.

Fig. 2a u. b. Vergr. 500. Bei b ist die Kernmembran nicht eingezeichnet da sie nicht deutlich zu erkennen war.

Fig. 3. Vergr. 375.

Fig. 3a—6. Vergr. 1000.
Fig. 7. Vergr. 375.
Fig. 8 u. 9. Vergr. 1000.
Fig. 10—17. Vergr. 375.
Fig. 17a. Vergr. 1000.

Tafel VIII.

Fig. 18—24. Vergr. 375.
Fig. 24a u. 25. Vergr. 1000.
Fig. 26. Vergr.?
Fig. 27—35. Vergr. 375.
Fig. 36. Vergr. 250.

Tafel IX.

Fig. 37. Vergr. 250.
Fig. 37a. Vergr. 1000.
Fig. 38—39. Vergr. 250.
Fig. 40. Vergr. 375.
Fig. 41a u. b. Vergr.?
Fig. 42 u. 43. Vergr. 375.

Fig. 44. Anormales Stadium; rechts Verschmelzung von einem stationären und zwei Wanderkernen, links Teilung des stationären Kernes. Vergr. 375.

Fig. 45. Anormales Stadium; links MaN., rechts MaN. und diverse undefinierbare Kerne. Vergr. 375.

Fig. 46. Anormal entwickelter Exkonjugant, 6—7 Stunden nach Ende der Konjugation fixiert. Alter Makronukleus (a. M.). 10 neue MiN.- (m) und 6 MaN.-Anlagen (n. M.). Vergr. 500.

Fig. 47. Anormales Teilungsstadium, $6^1/_2$—7 Tage nach Ende der Konjugation fixiert. Mund (os). Der untere Teilsprößling enthält 4 MaN.-ähnliche Kerne. Vergr. 375.

Fig. 48a u. b. Zwei Tiere, welche aus der zweiten Teilung eines Exkonjuganten hervorgingen. Die erste Teilung hatte 5—6 Tage nach Ende der Konjugation stattgefunden, die zweite Teilung 2 Tage nach der ersten. Die Teilsprößlinge wurden 1 Tag nach der zweiten Teilung fixiert. 48a Mund (os) und 3 MaN.-ähnliche Kerne. 48b kernlos; Mund (os) und Schlund sichtbar. Vergr. 375.

Fig. 49. Überwanderung des Wanderkerns des rechten Konjuganten. Schnittpräparat. Schnittdicke 2—3 μ. Färbung nach Heidenhain. Nachfärbung Säurefuchsin. Vergr. 375.

Fig. 50. MiN. nach der Verschmelzung. Vergr.? Beh. siehe Fig. 49.

Fig. 51. Struktur des MaN. Beh. siehe Fig. 49.

Fig. 52a u. b. Querschnitte durch den neuen Hauptkern. Stadium Fig. 33 μ 2. 1. u. μ 12. Vergr. 1500.

Fig. 52c. Längsschnitt durch den gleichen Kern wie in Fig. 52a u. b.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Begonnen im zool. Institut Berlin, vollendet im zool. Institut Heidelberg.)

Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Carter.

Von

Margarete Zuelzer (Heidelberg).

(Hierzu Tafel X—XII und 2 Textfiguren.)

Material und Untersuchungsmethoden.

Die zu nachstehenden Untersuchungen verwandten Difflugien stammen aus an Sphagnum reichen Torfmooren im Grunewald bei Berlin; sie sind dort häufig. Ich erhielt oft sehr reiche Kulturen, wenn ich Sphagnum mit Torfwasser in großen Glasschalen wachsen ließ. Es empfiehlt sich, die Kulturen nicht der grellen Sonne auszusetzen. Nach einigen Wochen fand sich in mindestens der Hälfte der so angesetzten Gläser eine reiche Fauna von Difflugia urceolata, pyriformis und lobostoma, Lecquereusia spiralis, sowie Arcella vulgaris. Zur Untersuchung wählte ich Difflugia urceolata Carter: sie ist wegen ihrer Größe (Schalenlänge 200—400 μ) und Dünnschaligkeit ein verhältnismäßig angenehmes Untersuchungsobjekt.

Am lebenden Tiere ist wegen der Undurchsichtigkeit der Schale wenig zu sehen. Öfters wurde die Schale vorsichtig lospräpariert, doch kommt man damit nicht weit. Es ist deshalb meist nötig, die Tiere in möglichst feine Schnitte zu zerlegen. Zu diesem Zwecke wurden sie in Paraffin eingebettet, und zwar in kleinen, sehr tiefen Uhrschalen, in denen die durch ihre Schalen beschwerten Difflugien stets auf den Boden sinken und dort dicht beieinander liegen. Das Schneiden ist wegen der steinigen Schalen unbequem, doch gelang

es durch Überstreichen des Paraffinblocks mit Heider's Mastix-Kollodiumlösung. Ich konnte so, selbst von sehr spröden Cysten, Schnitte bis zu 2 μ Dicke herstellen.

Konserviert wurde fast nach allen gebräuchlichen Methoden; die besten Resultate, besonders für Cysten, ergab die Behandlung mit dem schwachen Flemming'schen Gemisch; für unencystierte Tiere bewährte sich außerdem Sublimatlösung mit absolutem Alkohol, im Verhältnis 2 : 1, wie Schaudinn es oft empfiehlt, erwärmt und mit einer Spur Eisessig versetzt; ferner heißer 70proz. Alkohol und Osmiumdämpfe. Für Cystenfixierung benutzte ich häufig auch Pikrinessigsäure oder Pikrinosmiumsäure, doch lieferte Chromosmiumessigsäure bessere Präparate.

Für Totofärbung der unencystierten Tiere wurde Boraxkarmin mit Erfolg angewendet. Bei Schnittfärbungen ergab die Flemming-sche dreifache Färbung, Safranin, Gentianaviolett, Orange nacheinander, sowohl bei unencystierten wie bei encystierten Tieren die besten Resultate. Man kann mit ihr die feinsten Differenzierungen erreichen. Dies ist für die verschiedenen Bestandteile, welche deutlich gemacht werden müssen, von großer Wichtigkeit. Vielfach wurde auch mit Safranin oder Boraxkarmin und nachfolgender, sehr verdünnter Lösung von Bleu-de-Lyon gefärbt, was gute Übersichtsbilder lieferte. Außerdem wurde noch mit Eisenhämatoxylin, sowie mit Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt, letzteres schwach angesäuert, wie Bütschli es für die Chromatinkörner des Zentralkörpers der Cyanophyceen angibt.

Ich möchte gleich erwähnen, daß Lebendfärbungen der Difflugien negative Resultate ergab. In mit Kulturwasser hergestellten, sehr verdünnten Lösungen von Neutralrot oder Methylenblau lebten die Tiere 24—48 Stunden. Es färbten sich aber deutlich nur die toten, als Nahrung aufgenommenen Bestandteile. Schwach färbten sich ferner die feinsten Körnchen im Protoplasma; Kerne und alles übrige blieb absolut ungefärbt. Erst wenn man die Tiere zerquetscht und sie in der Farblösung absterben, beginnt eine deutliche Färbung ihrer Bestandteile einzutreten.

I. Unencystierte Tiere.

A. Schalenbau.

Auf die Schalen der Difflugien möchte ich nur ganz kurz eingehen und verweise auf die ausführlichen Arbeiten von Rhumbler

(1891 95). Auch ich fand häufig Doppelschalen, in denen die beiden Öffnungen einander diametral gegenüber lagen; jedoch auch einmal eine, in welcher die Öffnungen dicht nebeneinander lagen.

Das Schalenmaterial besteht, wie bekannt, größtenteils aus Fremdkörpern. Es wird meistens vor der Bildung einer neuen Schale, ähnlich wie die Nahrung, in das Protoplasma aufgenommen und in der vorderen Region desselben aufgespeichert (intrathalame Aufspeicherung). Außerdem fand ich häufig außen vor der Schalenmündung aufgespeichertes Schalenmaterial, welches die Tiere mit sich umhertrugen. Wie dies dorthin gelangte, weiß ich nicht (extrathalame Aufspeicherung). Verworn (1888) fand bei Difflugia urceolata nur intrathalam aufgespeichertes Schalenmaterial. Ich möchte betonen, daß ich häufig extrathalam aufgespeichertes fand, weil Rhumbler (1895) die Art der Schalenmaterialaufspeicherung für eine Systematik der beschalten Süßwasserrhizopoden zu verwenden vorschlägt.

Die Schalen sind aus Sandkörnchen und aus offenbar vom Plasma ausgeschiedenen kleinen runden Plättchen aufgebaut. Erstere findet man häufig vor der Mündung aufgespeichert, letztere dagegen im Plasma der Difflugien wieder. Rhumbler (1895) gibt eine bequeme Methode der Unterscheidung dieser beiden Bestandteile an: die Sandkörnchen bestehen aus kristallinischer Kieselsäure und sind also doppeltbrechend; die ausgeschiedenen runden Plättchen dagegen bestehen aus amorpher Kieselsäure und sind einfachbrechend. Ich kann diese Tatsachen bestätigen. Die Plättchen im Weichkörper der Tiere sind stets einfachbrechend und sind daher auch in fertigen Schalen leicht wiederzuerkennen.

Das dünne Häutchen, welches die Steinchen der Schale zusammenhält, löst sich in 2 proz. Kalilauge sofort, färbt sich mit Jod stark gelb und ist vermutlich ein Eiweißkörper.

B. Difflugien im Frühling.

1. Biologisches.

Wenn man im Frühling, etwa vom Mai an, Difflugia urceolata beobachtet, so sieht man die Tiere lebhaft umherkriechen. Die 2—7 lobosen Pseudopodien sind dünn, hyalin und werden oft doppelt so lang wie die Schale. Es fällt auf, daß sie häufig plötzlich, scheinbar grundlos, umknicken, sich runzeln und dann schnell eingezogen werden. Berührt man die Pseudopodien, mit denen die Tiere auf ihrer Unterlage umherkriechen, so werden sie runzelig und lösen

sich von der Unterlage ab. Kleine Glaspartikelchen bleiben jetzt an ihnen kleben, worauf die Pseudopodien gewöhnlich schnell eingezogen werden. — Die Tiere kriechen auf den Pseudopodien umher, so daß die Schalenöffnung gewöhnlich vom Beschauer abgewandt ist. Sie umfließen mit ihnen die Nahrung, meist Diatomeen und kleine Algen. Doch wurde auch die Aufnahme langer Algenfäden beobachtet. — Die Schalenhöhle ist meist nur halb vom Plasma erfüllt.

2. Bau.

a) Protoplasma. Im Körper der Difflugien lassen sich drei verschiedene Zonen voneinander unterscheiden. Unterhalb der Mündung befindet sich eine Zone von Plasma, welche lebend ziemlich hyalin erscheint; in ihr kann man feinste Körnchen wahrnehmen, welche stark lichtbrechend sind. Auf Schnitten sieht man, daß das Plasma in dieser oralen Zone sehr feinwabig ist. Die feinen Körnchen färben sich ebenso wie das Plasma nnd verhalten sich auch bei Verdauungsversuchen ebenso. Das Plasma der darunter liegenden Zone, der mittleren, ist großwabiger. Es enthält die kontraktilen, die Nahrungsvakuolen und die Nahrungsreste. Auch finden sich häufig Tröpfchen, die sich mit Osmiumsäure schwärzen, also fettartig sein dürften. In der unteren Partie dieser Zone finden sich die oben erwähnten Schalenplättchen, kleine runde, stark lichtbrechende Gebilde (Taf. X Fig. 12 sp) von gelblicher Farbe. Sie färben sich mit keinem der verwendeten Farbstoffe und sind völlig indifferent gegen Jod, kalte Alkalilösungen, Salz-, Salpeter- und Osmiumsäure. Wie schon hervorgehoben, sind sie einfach brechend.

In der basalen Zone, welche jedoch, die mittlere umfassend, sich peripher nach der Mündung emporzieht, liegen die Kerne und die Chromidialsubstanz.

An der gesamten Oberfläche des Weichkörpers, direkt unter der Schale, findet sich eine dünne Schicht reinen Plasmas. Diese ist eine Fortsetzung der oralen Plasmazone und führt dieselben feinen Körnchen wie diese.

b) Kerne. Difflugia urceolata ist vielkernig. Ziemlich im Grunde der Schale liegen die ca. 10 bis 30 Kerne, welche 14—25 μ Durchmesser besitzen. In Tieren, deren Weichkörper 216 μ lang war, fand ich ca. 20 Kerne von 20–22 μ Durchmesser; in einem Weichkörper von 270 μ Länge Kerne von 16—24 μ Durchmesser; im Weichkörper von 144 μ Länge Kerne von 18—22 μ Durchmesser. Die Kerne haben stets eine doppelt konturierte Membran, welche auch an lebenden Kernen deutlich zu sehen ist. Lebende Kerne sind stets kugelig und

erscheinen wie eine von Flüssigkeit erfüllte Blase. In derselben bemerkt man viele stärker brechende Binnenkörper. Diese liegen der Membran nie dicht an, vielmehr findet sich unter der Membran stets eine körnerfreie Zone; ein Kerngerüst kann man am lebenden Kerne nicht wahrnehmen (Taf. X Fig. 6a u. b). Die Binnenkörper liegen oft im Kern ziemlich gleichmäßig verteilt, oft nur in einer engeren, zentralen Zone. Sie sind stark lichtbrechend und deutlich vakuolisiert (Taf. X Fig. 6c). Sie sind kugelig, doch verschmelzen nicht selten einzelne miteinander, ja sogar viele zu wurst- oder perlschnurartigen Gebilden. Die Größe der Kerne und die Anordnung ihrer Binnenkörper schwankt im selben Tier, im Gegensatz zu anderen vielkernigen Rhizopoden, z. B. Trichosphaerium, bei dem SCHAUDINN (1899) stets alle Kerne gleich fand.

Auf Schnitten zeigt die auffallend starke Kernmembran bei allen Doppelfärbungen stets die gleiche Farbe wie das Plasma; dies läßt auf ihre plasmatische Herkunft schließen. Im Kerninneru ist auf Schnitten ein feines, mäßig lichtbrechendes Gerüstwerk unterscheidbar; man untersucht dies am besten auf möglichst dünnen Schnitten in verdünntem Glyzerin. Die klarsten Bilder lieferten hierfür Präparate, welche mit chromsaurem Kali und Hämatoxylin gefärbt waren (Taf. X Fig. 7). Im FLEMMING'schen Dreifarbengemisch färbt sich das Kerngerüst mattblau mit Gentianaviolett, auch bei Doppelfärbungen von einem Kernfarbstoff (Safranin oder Boraxkarmin) mit Bleu-de-Lyon nahm es eine matte Blaufärbung an. Das Gerüst erscheint wie ein Netzwerk; doch ist dies wohl der optische Ausdruck für ein Alveolenwerk; ich schließe dies aus dem häufig auftretenden Alveolarsaum, zu welchem die Maschen des Gerüstes meist unterhalb der Membran angeordnet sind. Der Inhalt der Alveolen wird von schwach lichtbrechendem Kernsaft gebildet. In die Knotenpunkte des Alveolenwerks sind feinste Körnchen eingelagert, welche sich ebenso wie das Kerngerüst färben.

c) Chromidialsubstanz. In der basalen Zone finden wir außer den Kernen im Plasma eine körnige Masse, welche im Leben durch starkes Lichtbrechungsvermögen auffällt. Mit allen Kernfarbstoffen (Eisenhämatoxylin, Safranin, Borax-Karmin) färbt sie sich ebenso stark wie die Binnenkörper der Kerne und hebt sich dann sehr deutlich von dem blassen Protoplasma ab. HERTWIG (1899 und 1902) bezeichnet die Masse als das Chromidial- oder Chromatinnetz. In unserem Falle ist die Anordnung jedoch noch nicht netzartig. Vielmehr sind die Bilder, welche die Chromidialsubstanz in diesem Stadium zeigt, die durchaus unregelmäßiger Balken und

Klumpen von ganz ungleicher Größe und Form (Taf. I Fig. 1 u. 1a *chr*). Verschmelzen größere Partien der Chromidialsubstanz miteinander, so entsendet sie dann Balken und Ausläufer ins Plasma (Taf. X Fig. 10 u. 12 chrs). Häufig ist die ganze Masse aber auch in kleine und kleinste Partikel zerspalten, welche unregelmäßig im Plasma liegen.

Direkte Beziehungen zwischen dieser Chromidialsubstanz und den Kernen konnte ich auf diesem Stadium nicht wahrnehmen. Viele der Kerne liegen, ohne von Chromidialsubstanz umgeben zu sein, direkt im Plasma; an anderen Stellen wieder liegen Balken und Klumpen von Chromidialsubstanz im Plasma, ohne daß sich Kerne in ihrer Nähe befinden. Die Chromidialsubstanz dieses Stadiums zeigt im Innern der recht kompakten Masse zahlreiche kleine Vakuolen von sehr verschiedenem Durchmesser, deren Inhalt jedenfalls flüssig ist (Taf. X Fig. 1a). Man sieht die Masse zwischen zwei Vakuolen oft in lange schmale Brücken ausgezogen, was es wahrscheinlich macht, daß ihre stark färbbare Grundsubstanz zähflüssig ist.

d) Kernspindelähnliche Gebilde. Im Plasma mancher Tiere, auch zwischen den Brocken der Chromidialsubstanz fand ich häufig Gebilde, ca. 12 μ lang, 20 μ breit, welche ich erst für Kernspindeln hielt (Taf. X Fig. 9a—e). Sie erinnern ziemlich lebhaft an die chromatinarmen Spindeln, wie sie R. Hertwig (1899) für Arcella abbildet (Taf. XXIX Fig. 5, 6a, 6b, 8). Diese Gebilde bestehen aus Fäden, die sich im Flemming'schen Gemisch sehr matt rötlich tingieren; sie durchziehen die spindelförmigen Gebilde meist längs, sind aber manchmal auch unregelmäßig-knäulig angeordnet, und zeigen an den Enden oft Stellen, die stärker gefärbt sind. Nachdem ich solche Gebilde öfter untersucht habe, scheint es mir sicher, daß sie nichts mit den Kernen der Difflugien zu tun haben. Es wäre auch schwer verständlich, daß die chromatinreichen Difflugienkerne so chromatinarme Spindeln liefern sollten. In den Fäden dürfen wir wohl fremde Organismen, wahrscheinlich Bakterienfäden erblicken. Die rötere Färbung an den Enden scheint daher zu rühren, daß die Fäden hier umgebogen sind und daher im optischen Querschnitt gesehen werden. In einem und demselben Tiere fand ich höchstens 4—8 solcher Gebilde neben 12—20 Kernen.

C. Veränderungen der Chromidialsubstanz im Laufe des Sommers.

a) Bau der Chromidialsubstanz. Im Laufe des Sommers kann man verfolgen, daß die Chromidialsubstanz regelmäßige typische

Veränderungen durchmacht. Sie wird voluminöser, indem ihre Vakuolisation fortschreitet (Taf. X Fig. 2). Die Vakuolen oder Alveolen wachsen nach und nach etwas und gleichen sich in ihrer Größe mehr aus; auch vermag man jetzt schon zu bemerken, daß der stark färbbare Teil der Chromidialsubstanz oder ihr Gerüstwerk viele kleinste Körnchen enthält, welche sich mit allen Kernfarbstoffen scharf tingieren und daher die Färbbarkeit des Gerüstwerks bedingen. — An den Kernen treten keine Veränderungen auf.

Von ungefähr Anfang September ab ist durch die fortschreitende Vakuolisation das Bild der Chromidialsubstanz ein anderes geworden (Taf. X Fig. 3a). Die Chromidialsubstanz bildet nun etwa ein Drittel bis die Hälfte des ganzen Weichkörpervolumens (Taf. X Fig. 8). Ihre gesamte Masse ist meist im kontinuierlichen Zusammenhang und entsendet Balken und Ausläufer ins Plasma. Aber auch hier findet man kleine, losgetrennte Partien isoliert im Plasma, welche nur 3, 2 oder 1 Vakuole enthalten. Eine Abgrenzung ihrer Masse vom Plasma durch eine Membran findet sich jetzt ebensowenig, wie bei den Frühlingstieren. Die Färbbarkeit der Substanz tritt wegen der großen, blassen Vakuolen nicht mehr so stark hervor.

Die Grundsubstanz, welche bei den Frühlingstieren fast allein die stark gefärbte Chromidialsubstanz darstellte, ist jetzt auf die Gerüst- oder Zwischensubstanz zwischen den dicht gedrängten Vakuolen reduziert. Wie gesagt, erkennt man nun, daß die starke Färbbarkeit von kleinsten Körnchen herrührt, die sich mit Kerufarbstoffen stark tingieren und in eine achromatische Grundsubstanz eingelagert sind. Am klarsten werden die Verhältnisse, wenn man die kleinsten isolierten, im Plasma liegenden Chromidialsubstanzteile untersucht (Taf. X Fig. 3b). Es sind dies kleine Hohlkugeln von ca. 3—4 μ Durchmesser. Sie bestehen aus einer achromatischen Hülle, in welche die kleinen, mit Kernfarbstoffen färbbaren Körnchen eingelagert sind. Den Inhalt einer jeden Kugel bildet eine Vakuole. Stoßen mehrere solche isolierte Hohlkugeln zusammen, so verschmelzen ihre Hüllen zu einer gemeinsamen Wand und bilden so ein Wabenwerk, dessen Wände die achromatische Grundsubstanz mit den vielen, stark färbbaren, eingelagerten Körnchen, den Waben inhalt die früheren Vakuolen bilden (Taf. X Fig. 3a). Die stark gefärbten Körnchen liegen dann in den Wabenwänden oft so zahlreich und dicht aneinander, daß sie als gleichmäßig gefärbte Masse erscheinen und die achromatische Grundsubstanz häufig ganz verdecken (Taf. X Fig. 3c). Die Knotenpunkte dieses Wabenwerks werden durch stärkere Tinktion besonders deutlich. Ob dies von stärkerer Körnchenanhäufung

oder von größeren Körnchen herrührt, konnte ich nicht entscheiden (Taf. X Fig. 3a, b).

Die einzelnen Waben, die sich durch irgendwelche Wirkungen abgelöst haben, bilden also die kleinsten Kügelchen, welche bei erneutem Zusammentritt ihrer Wände der Zwischen- oder Gerüstsubstanz ein neues Wabenwerk bilden können. Vergleichbare Verhältnisse hat Zettnow (1896) bei Spirillum undula minus photographiert. Es handelt sich dort um Plasmawaben, welche sich beim Absterben der Spirillen durch Spaltung der flüssigen Wände als kleine Hohlkügelchen ablösen und isolieren.

Bei Betrachtung des lebenden Tieres werden diese Verhältnisse verständlicher. Um lebende Chromidialsubstanz studieren zu können, präparierte ich die Schale vorsichtig ab und presste die Tiere unter dem Deckglas. Deutlich kann man nun die Chromidialsubstanzkügelchen, die stärker lichtbrechend als das Wasser und das sie umgebende Plasma sind, beobachten. Die Kügelchen kleben in größeren Partien aneinander. Durch die lebhafte Plasmaströmung werden sie umhertransportiert, dabei in sich vorwölbende Partien des Plasmas mitgerissen und durch die starke Strömung häufig ganz voneinander isoliert. Manchmal liegen nur noch zwei oder drei Kügelchen aneinander. Große Klumpen und Ballen von Chromidialsubstanz wurden durch die Strömung in kurzer Zeit in einzelne Kügelchen gespalten. An anderen Stellen wieder konnte ich deutlich sehen, wie die isolierten Kugeln, wenn sie in dem Plasmastrom einander berührten, aneinander kleben blieben und fortgesetzt neue Kugeln in ihren Verband aufnahmen, so daß ein Wabenwerk von Chromidialsubstanz sich vor meinen Augen bildete. Daß die einzelnen Chromidialkügelchen so leicht miteinander verkleben und verschmelzen, und ebenso durch mechanische Wirkung, wie doch die Plasmaströmung eine ist, wieder so leicht voneinander getrennt werden können, deutet mit Bestimmtheit auf ihre flüssige Beschaffenheit hin.

Durch das Studium des lebenden Tieres werden die Präparate viel verständlicher. Man versteht, wie die große Mannigfaltigkeit der Bilder in bezug auf die Verteilung der Chromidialsubstanz im Tiere, zustande kommt. Häufig verschmilzt eben die ganze Masse zu einer netz- oder ringartigen Gesamtmasse; ebenso häufig aber sieht man größere Balken und Klumpen, die nicht miteinander in Verbindung stehen, im Plasma verteilt, und daneben isolierte kleine Kügelchen oder Elemente der Chromidialsubstanz.

Die Hülle der einzelnen Kügelchen, welche die Chromidialsubstanz zusammensetzen, besteht also aus einer achromatischen zäh-

flüssigen Substanz, die sich kaum färbt und das Stroma für die in sie eingelagerten feinen Körnchen liefert.

Die erwähnten feinen Körnchen der Chromidialsubstanz färben sich mit angesäuertem DELAFIELD'schem Hämatoxylin rot, ebenso bei Totofärbung der Tiere mit Borax-Karmin, dagegen schwarz mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin. Letztere Methode zeigt am besten, wie die scharf tingierten Körnchen in die ungefärbte Grundsubstanz eingelagert sind. An den nach FLEMMING's Methode (Safranin, Gentianaviolett, Orange) gefärbten Schnitten werden die kleinen Körnchen meist vom Safranin rot gefärbt, nehmen jedoch auch manchmal vom Gentianaviolett einen blauen oder violetten Ton an.

Der Inhalt der Hohlkügelchen färbt sich gewöhnlich schwach diffus (Taf. X Fig. 3a), meist in der Farbe des Kerns, selten wie das Plasma. Bei Doppelfärbung von Safranin und Bleu-de-Lyon, zwei basischen Teerfarbstoffen, färbt sich der ganze Inhalt der Vaknolen diffus rötlich, und auch mit Methylenblau, das zeitweilig noch etwas alkalisch gemacht wurde, auch einem basischen Teerfarbstoff, färben sich charakteristisch nur die Körnchen in der Grundsubstanz, der Inhalt der Vakuolen bleibt ungefärbt oder nimmt einen matten diffusen bläulichen Schein an. Irgend ein konturiertes Inhaltsgebilde war im Vakuolen- oder Wabeninhalt nicht deutlich zu machen. — Um so erstaunlicher war es nun, daß es bei diesen Herbsttieren mit der FLEMMING'schen Färbung gelang, an Material, das mit Chromosmiumsäure, Pikrinessigsäure oder Sublimatalkohol konserviert war, in den Vaknolen ein deutlich konturiertes Inhaltsgebilde kenntlich zu machen (Taf. X Fig. 3c, d u. 4). Es füllt fast die ganze Vaknole aus und wird von Gentianaviolett — doch auch einem basischen Teerfarbstoff — deutlich blau gefärbt. Seine Größe beträgt etwa $1^1/_2$—2 μ. Dies blaue Inhaltsgebilde ist von einem ungefärbten Flüssigkeitshof umgeben. Je größer dieser helle Hof ist, desto deutlicher hebt sich die blaue Inhaltskugel von der durch ihre vielen eingelagerten Körnchen rot gefärbten Hülle ab. Es machte manchmal den Eindruck, besonders an Präparaten, bei denen die Gerüstsubstanz besonders massig und wegen der zahlreichen eingelagerten Körnchen fast homogen erschien, als ob von den blauen Inhaltskugeln durch den hellen Hof zur Gerüstsubstanz feinste Fädchen zogen. Dieses Bild beruht jedoch wohl auf optischen Erscheinungen (Taf. X Fig. 4).

Die Inhaltsgebilde der Chromidialsubstanzwaben sind schwächer lichtbrechend, als die stark färbbaren Körnchen der Hüllsubstanz. Letztere Körnchen sind stärker lichtbrechend als Kanadabalsam, das

Inhaltskorn dagegen ist schwächer lichtbrechend als Kanadabalsam. Daher erscheinen die Vakuolen der Chromidialsnbstanz im Kanadabalsampräparate wie hohl und ich bemerkte erst verhältnismäßig spät die Inhaltsgebilde in ihnen. In Wasser untersucht, sind die kleinen eingelagerten Körnchen der Hülle viel, das Inhaltsgebilde der Wabe ein wenig stärker lichtbrechend als das umgebende Wasser. Zwischen gekrenzten Nikols erwiesen sich die Inhaltskörner schwach doppelbrechend; doch ist dies wegen ihrer Kleinheit nur undeutlich zu sehen. Die achromatische Grundsubstanz der Hülle ist sehr mässig lichtbrechend, und in Kanadabalsam kaum, in Wasser oder verdünntem Glyzerin schwer zu erkennen. Die Substanz des Hofes ist im Leben sehr schwach lichtbrechend und daher jedenfalls wässerige Flüssigkeit. Auf Kanadabalsampräparaten ist letztere natürlich durch Kanadabalsam ersetzt, und zeigt auf den Präparaten die Lichtbrechung desselben. Der Hof ist tatsächlich vorhanden und nicht etwa eine optische Erscheinung. Denn das Inhaltskorn ist verhältuismäßig nicht so stark lichtbrechend, daß man annehmen müßte, der Hof bernhe nnr auf Reflexion oder Beugung des Lichts. Anch bleibt er und das Korn bei verschieden hoher oder tiefer Einstellnng dentlich bestehen. Schließlich wird, besonders bei Färbung mit Flemming'schem Dreifarbengemisch, das Inhaltsgebilde blan und die Hülle wegen ihrer vielen eingelagerten Körnchen so charakteristisch rot gefärbt, daß sich beide Substanzen scharf von dem ungefärbten Hofe absetzen. Doch anch ungefärbt sieht man die verschiedenen Substanzen wegen ihrer verschiedenen Lichtbrechung sich voneinander absetzen. Am ungünstigsten zur Benrteilung dieser Verhältnisse sind Färbungen, bei welchen der ganze Inhalt diffus gefärbt erscheint, wie etwa mit Safranin und Blen-de-Lyon (Taf. X Fig. 3a, b).

b) Chemische Beschaffenheit der Chromidialsubstanz. Um mir über die Natur der Chromidialsubstanz weitere Klarheit zu verschaffen, wurden einige Verdauungsversuche angestellt. Die dazu verwandten Tiere wnrden in 70proz. Alkohol bei 70° C fixiert, in Paraffin eingebettet, etwa 15 μ dick geschnitten und mit Wasser aufgeklebt. Die Chromidialsubstanz nnd auch die Kerne sind an diesen ungefärbten Präparaten deutlich zu erkenuen. Auch wurden Difflugien später nur zerquetscht und mit warmem Alkohol nnter dem Deckglas behandelt. Bei der hierbei eintretenden Eiweißgerinnung bleiben die Tiere am Objektträger haften und diese Methode ist zum Studium der durch Zerdrücken isolierten Chromidialsubstanzkügelchen in vieleu Fällen angenehmer. Die Verdauungsversuche wurden ansgeführt mit künstlichem Magensaft (1000 Teile Wasser

100 Teile Schweinemagenschleimhaut, 15 Teile Salzsäure). Diese Lösung verdaute Hühnereiweiß, das in Alkohol aufbewahrt und dann gut ausgewaschen worden war, in 12 Stunden bei 40°. Schnitte, welche wie oben geschildert vorbehandelt worden waren, wurden unter ein von Glasfäden gestütztes Deckglas gebracht, um möglichst viel Flüssigkeit zum Objekt zutreten lassen zu können, und gut filtriertes Pepsin darauf gebracht; das Präparat wurde mit Paraffinrand luftdicht verschlossen und in einer feuchten Kammer 24 Stunden bei 40° im Wärmschrank aufbewahrt. Dann war das Plasma größtenteils, die Hüllsubstanz der Chromidialkugeln nur wenig verdaut, deren Inhaltsgebilde traten deutlich unverändert hervor. Die Kerne waren blaß, aber deutlich zu sehen.

Versuche mit Trypsin wurden wie die mit Pepsin vorgenommen. Ich verdanke das Trypsin Herrn Dr. MAYS in Heidelberg, dem ich dafür vielen Dank sage. In der Trypsinlösung löste sich eine Fibrinflocke, die in Alkohol aufbewahrt und dann gut ausgewaschen war, bei Zimmertemperatur in 2 Stunden. Die Difflugienschnitte ließ ich 24 Stunden bei 40° im Trypsin und fand dann Plasma und Kerne fast restlos aufgelöst. Die Hüllen der Chromidialsubstanzkugeln waren verschwunden, dagegen waren deren Inhaltskörner völlig unversehrt und meist gänzlich isoliert und freigelegt. An diesen isolierten Körnern ist zu sehen, daß sie nicht nur kugelförmig, sondern häufig abweichend geformte Gebilde sind; auf Schnitten dagegen ist ihre Form wegen der dichten Zusammendrängung schwer zu erkennen. Die isolierten Körner sind häufig länglich, biskuitförmig, fast dreieckig, oder auch wie aus zwei oder drei winzig kleinen Kügelchen zusammengewachsen, oft jedoch auch kugelig (Taf. X Fig. 5). Sie erscheinen homogen; eine Schichtung ließ sich nicht wahrnehmen. Doch schien es mir öfters, als ob sich im Innern ein kleines Inhaltskörnchen befände. Die Trypsin- und Pepsinverdauungsversuche wurden an den so isolierten Gebilden 2—3 Tage bei 40° fortgesetzt — ohne Erfolg, sie blieben unverändert.

Behandelt man die Schnitte mit 1—2 proz. Kalilauge, so quellen Plasma, Kerne und Chromidialsubstanzwände und lösen sich schließlich; dagegen bleiben die Inhaltskörner der Chromidialsubstanz unverändert, nur quellen sie etwas und werden dadurch deutlicher. Auch 24—48 Stunden fortgesetzte Behandlung mit 2 proz. Kalilauge bei 40° ergab keine anderen Resultate. Werden die so durch Trypsin oder Kalilauge isolierten Inhaltskörner mit Jod behandelt, so färben sie sich sehr charakteristisch rötlich-braun, ungefähr mahagonifarbig. Beim Erwärmen verschwindet die Farbe, um beim Erkalten wieder

deutlich zu erscheinen. Ich behandelte mit Kalilauge isolierte Körner mit 13proz. Schwefelsäure; nach 24 Stunden im Wärmeschrank bei 40° waren sie ungelöst und unverändert. Körner, welche ich vorher, wie oben angegeben, mit Kalilauge isoliert und mit Jodjodkalium deutlich gefärbt, dann mit 50proz. Schwefelsäure behandelte, entfärbten sich, blieben aber sonst unverändert. Ich behandelte die Körner wieder mit Jodjodkalium, wobei sofort die typische rötlich-braune Färbung auftrat. Behandelt man nun vorsichtig mit 50proz. H_2SO_4, so daß dieselbe im Wasser allmählich herantritt, so wird die Jodfärbung viel intensiver, tief dunkelbraun, aber weder blau noch violett. Trat die Schwefelsäure schließlich in voller 50proz. Konzentration zu den Körnchen, so verblaßte die Farbe, die Körner blieben aber unverändert. In 86proz. Schwefelsäure quellen die Körner auf und lösen sich sofort. — Wurden die Schnitte, die wie vorher beschrieben hergestellt waren, mit filtriertem Speichel behandelt, so kann man unter dem Mikroskop verfolgen, wie sich die Inhaltskörner der einzelnen Chromidialsubstanzkugeln auflösen. Ich konnte deutlich das Kleinerwerden und schließliche Verschwinden der Körnchen in 4, längstens 8 Minuten beobachten. Mit Jodjodkalium färbten sich nun nur noch Plasma, Kerne und Wabenwände der Chromidialsubstanz matt gelblich, von den Inhaltsgebilden war keine Spur mehr nachzuweisen. Bei Behandlung mit Kalilauge löste sich jetzt alles auf. Derartige, mit Speichel behandelte Präparate färbte ich nun nachträglich mit Safranin, Gentianaviolett, Orange, und fand das ganze Präparat wie sonst. In den Wabenwänden haben sich die in das achromatische Stroma eingelagerten Körnchen deutlich rot gefärbt, der Wabeninhalt aber blieb absolut ungefärbt. Die Inhaltskörner waren also gänzlich verschwunden.

Die im Wabeninhalt der Chromidialsubstanz auftretenden Körner müssen, wie ihre Löslichkeit durch Speichelferment, ihre Jodfärbung und ihre Widerstandsfähigkeit bei anderen Reaktionen beweist, aus einem kolloidalen Kohlehydrat bestehen. Isoliert zeigen sie ja auch dieselbe Form wie stärkeartige Kohlehydrate. — Speichel löst Stärke und Glykogene. Daß wir eine amyloseartige Substanz vor uns haben, wird durch die Jodreaktion ausgeschlossen, wahrscheinlich handelt es sich hier um einen glykogenartigen Körper. Welcher Natur er ist, läßt sich nicht bestimmt angeben. Seine Reaktionen ähneln am meisten denen, welche Bütschli (1885) für die sogenannten Paraglykogenkörner (Zooamylum, Maupas) von Clepsidrina blattarum beschrieb. Doch zeigen sich in einzelnen Punkten Unterschiede. Die Paraglykogenkörner von Clepsi-

drina blattarum färben sich mit Jod braunrot bis braunviolett, jedenfalls rötlicher als die Kohlehydratkörner der Chromidialsubstanz. Besonders bemerkenswert ist aber, daß jene bei Schwefelsäurezusatz unter Aufquellen weinrot bis veilchenblau werden, während die Kohlehydratkörner der Chromidialsubstanz durch Schwefelsäure erst brauner und dann entfärbt werden, aber weder Rötung noch Violettfärbung zeigen. BÜTSCHLI deutete die Paraglykogenkörner der Gregarinen als Reservenahrung. Bei den Difflugien spielen die Kohlehydratkörner dieselbe Rolle, wie wir später finden werden. In der wässerigen Lösung der Paraglykogenkörner konnte BÜTSCHLI nach Kochen mit konzentrierter Salzsäure oder Schwefelsäure Zuckerreaktion nachweisen. Bei den Difflugien mußte ich auf den Versuch des eventuellen Zuckernachweises in der Lösung verzichten, weil es unmöglich ist, bei den mit allerlei Nahrung vollgepfropften Difflugien eine genügende Menge von Chromidialsubstanz zu isolieren. BÜTSCHLI (1903) weist neuerdings auf die Ähnlichkeit der Paraglykogenkörner von Clepsidrina blattarum mit Klebreisstärkekörnern und den sogenannten Florideenstärkekörnern hin. Vielleicht sind auch die Kohlehydratkörner der Chromidialsubstanz der Difflugien ähnlicher Natur, und wäre dann auch für sie die Bezeichnung Zooamylum zutreffender als Paraglykogen. Die schwache Doppelbrechung und ihre Braunfärbung mit Jod weisen darauf hin; auch in der Klebreisstärke findet sich ein mit Jod braunfärbender Körper. Sicher konnte ich jedoch der vorher erwähnten Schwierigkeit wegen nicht feststellen, ob es sich um eine Glykogenart oder etwa um Klebreisstärke handelt.

Ich muß mich also damit begnügen, zu konstatieren, daß die Kohlehydratkörner im Herbst in der Chromidialsubstanz auftreten und zwar in jeder Wabe ein Korn. Die Substanz der Körner ist unlöslich in Pepsin, Trypsin, 2 proz. Kalilauge, Alkohol, Äther, mit 50proz. Schwefelsäure bei 40° unveränderlich, also damit nicht in Zucker überzuführen. In der festen Form, wie sie im Tierkörper vorhanden, färbt sich die Substanz mit Jodjodkalium rötlich-braun. Die Farbe verschwindet beim Erhitzen, kehrt beim Erkalten wieder und wird bei Behandlung mit ca. 25proz. Schwefelsäure sehr tief braun; von 50proz. Schwefelsäure wird sie entfärbt. Von Speichel wird sie rasch gelöst.

Es gelang mir nicht, in den unregelmäßigen Vakuolen der viel kompakteren Chromidialsubstanz der Frühlingstiere solche Inhaltskörner nachzuweisen. Sie sind offenbar dort noch nicht vorhanden und treten erst im Wabeninhalt der, wie geschildert wurde, deutlich

alveolären Bau zeigenden Chromidialsubstanz der Herbsttiere auf. Daß sie aus Stoffen gebildet werden, die in der Vakuolenflüssigkeit gelöst sind, ist wahrscheinlich. Woher die gelösten Stoffe stammen, läßt sich vorerst nicht sagen.

Die Gerüstsubstanz der Chromidialsubstanz besteht, wie die Verdauungsversuche ergaben, zum Teil aus eiweißartigen Bestandteilen, wie ihr deutliches Blässerwerden bei der Behandlung mit Pepsin ergab. Trypsin löst Eiweißkörper und Nukleine. Dieselben werden auch von alkalischen Lösungen, z. B. schwacher Kalilauge, gelöst. Also auch Nukleine müssen wir in den stark färbbaren Wabenwänden der Chromidialsubstanz und in den Kernen als vorhanden bezeichnen, da sowohl in 1 proz. Kalilauge als auch in Trypsin die Gerüstsubstanz und die Kerne aufgelöst wurden. Da ich das Vorhandensein von Nukleinen in der Chromidialsubstanz sowohl wie in den Kernen durch diese Verdauungsversuche wahrscheinlich gemacht habe, und da man gewöhnlich Nukleine und Chromatin identifiziert, glaube ich von diesen stark färbbaren Stoffen im Chromidialsubstanzgerüst und Kernen künftig als von Chromatin sprechen zu dürfen.

D. Verschmelzungserscheinungen.

1. Plastogamie und Absterbeerscheinungen.

Plastogamie ist meist zwischen zwei, manchmal drei Difflugien vom Frühjahr bis Spätherbst zu beobachten; einmal fand ich sogar vier plastogamisch verbundene Individuen. Tiere, von oft ganz verschiedener Schalengröße, legen sich mit den Schalenöffnungen aufeinander und ihr Plasma verschmilzt miteinander. Gewöhnlich werden nach kurzer Zeit zwischen den Mündungen Pseudopodien ausgestreckt, die auffallend lang sind und lebhaft bewegt werden. Die Zeitdauer der Vereinigung schwankt. Manchmal bleiben die Tiere nur 2 Stunden beisammen, andere wieder sind 2—3 Tage verbunden; ausnahmsweise bleiben Tiere sogar 8—14 Tage beisammen, doch scheint mir das pathologisch. Trennte ich plastogamische Tiere künstlich, so konnte ich nach ungefähr 2 Stunden häufig sehen, daß sie sich wieder vereinigt hatten. Doch war dies bei elf Paaren nur in fünf Fällen geschehen, die anderen vereinigten sich nicht wieder. Künstlich nahe zusammengebrachte Difflugien konnte ich nie zur Vereinigung bringen.

Es fällt auf, daß man in reichen, gut gedeihenden Kulturen selten plastogamisch verbundene Difflugien findet; häufig nur 1 Proz. In Kulturgläsern hingegen, in denen die Difflugien spärlich waren und in denen sie später aus mir unbekannten Gründen ganz aus-

starben, konnte ich plastogamisch verbundene Difflugien häufiger finden. Einmal waren aus einer solchen Kultur von 26 Difflugien 4 Paare plastogamisch verbunden. Isolierte ich Difflugien mit Wasser aus den Kulturen in Uhrschalen, in denen viele sehr dicht beieinander lagen, und tat Algen und Diatomeen dazu, so konnte ich dagegen sicher sein, schon nach 8—12 Stunden von 50 Difflugien 8 bis 15 Paare in Plastogamie zu finden. Die einzeln gebliebenen fand ich dann oft mit den Schalenmündungen an Algen oder auch an die Schalen anderer Difflugien gepreßt. Offenbar verbinden sich also die Tiere plastogamisch, wenn sie sich unter Verhältnissen befinden, welche ihren natürlichen Lebensbedingungen nicht entsprechen. Auch scheint die Temperatur Einfluß zu haben. An sehr warmen Sommertagen traten Plastogamien auch in kräftigeren Kulturen häufiger auf.

In Kulturen, welche ich für andere Versuche in den Keller und dann auf Eis brachte, zogen sich die Difflugien ganz in ihre Schalen zurück und zeigten keinerlei Pseudopodienbewegung. Brachte ich nun diese Kulturen wieder in Zimmertemperatur, so zeigten sich nach kurzer Zeit viele plastogamisch verbundene Paare. Isolierte Paare zeigten nach kurzer Zeit lebhafte Pseudopodienbewegung. Auch nachdem sie sich wieder getrennt hatten, war die Pseudopodienbewegung auffallend lebhaft, lebhafter, wie mir es schien, als bei solchen Difflugien, die vorher nicht plastogamisch verbunden waren.

Auf Schnitten (Taf. X Fig. 12) zeigen solch plastogamisch verbundene Tiere Verschmelzung ihres sehr feinwabigen Plasmas. Kerne und Chromidialsubstanz bleiben völlig unverändert im Fundus der Schalen. Auch an Tieren, die plastogamisch verbunden, sich hierauf getrennt hatten und kurz nach ihrer Trennung konserviert und geschnitten wurden, konnte ich keine Veränderung an Kernen und Chromidialsubstanz entdecken. Dasselbe negative Resultat hatte die Untersuchung von Tieren, die ein und zwei Tage nach ihrer Trennung konserviert worden waren.

Wir fanden, daß solche Tiere sich besonders häufig plastogamisch verbinden, die unter ungünstigen Bedingungen leben. Viele Tiere bewegten sich nach der Plastogamie lebhafter und zeigten sich vollständig lebensfähig. An anderen Tieren jedoch konnte ich dann häufig eigentümliche Absterbeerscheinungen beobachten. Es hatten sich am 15. Oktober zwei Difflugien plastogamisch verbunden, welche ich isolierte. Sie blieben bis zum 1. November verbunden und streckten nur im Anfang häufig Pseudopodien aus. Nachdem sie sich getrennt hatten, begann das eine Tier ein großes, lappenförmiges

Pseudopodium auszustrecken, ganz so, wie es Verworn bei Beginn der Teilung von Difflugia urceolata schildert. Das zuerst hyaline Pseudopod wurde länger, breiter und zeigte im Innern deutlich körniges Entoplasma. Schließlich quoll der ganze Inhalt der Schale heraus und der Weichkörper kroch träge, amöbenähnlich am Boden der Uhrschale herum. Die Bewegungen waren langsam. Ich glaubte es zuerst mit einem Teilungs- oder Häutungsprozeß des Tieres zu tun zu haben. Nach 24 Stunden quoll das Plasma jedoch durch starke Wasseraufnahme auf, bis es $^1/_2$ mal größer war als die verlassene Schale. Die Oberfläche war klebrig, denn feine Glassplitter blieben daran haften. Schließlich begann das Tier ganz zu zerfallen. — Zwei andere Tiere verbanden sich plastogamisch, als sie aus dem Freien am 3. Dezember in die warme Stube gebracht wurden. Sie blieben so 24 Stunden verbunden. Dann trennten sie sich und begannen nach weiteren 24 Stunden, wie oben geschildert, aus ihren Schalen zu fließen. — Ein anderes Paar blieb verbunden; aus einem Spalt zwischen beiden Schalen floß das gemeinsame Plasma aus, bewegte sich amöboid und zeigte dann die beschriebenen Absterbeerscheinungen. Dieses Absterben mit Ausfließen aus der Schale habe ich noch häufig, besonders an lange isolierten und auch an zu warm gehaltenen Tieren, ohne vorhergegangene Plastogamie, beobachtet. Schnitte solcher durch Wasseraufnahme stark aufgequollener, ausgeflossener Weichkörper zeigten das Plasma grob und unregelmäßig vakuolisiert. Beim Beginn des Aufquellens und Ausfließens bleiben die Kerne unverändert. Merkwürdig erscheint jedoch die Chromidialsubstanz, die sich fast sternförmig um die Kerne anlegt (Taf. XI Fig. 3). Ähnliche Kernbilder erhielt ich bei Difflugien, die ich hungern ließ.

Den geschilderten eigentümlichen Absterbeprozeß beobachtete ich sehr häufig in verschiedenen Jahreszeiten. Jedesmal kroch der Weichkörper der Difflugien erst länger oder kürzer amöboid umher und zerfiel schließlich. Rhumbler (1891) beschrieb einen ganz ähnlichen Vorgang von Arcella, welche er isoliert hielt. Das Wasser war stark bakterienhaltig geworden und der Arcellenweichkörper floß aus der Schale hervor und träge amöboid am Grunde der Uhrschale umher. Er verlor das Tier später aus den Augen. Rhumbler scheint es nicht für ausgeschlossen zu halten, daß dieser Prozeß mit der Entwicklung von Arcella in Verbindung steht. Ich vermute jedoch, daß es sich hier um eine ähnliche Absterbeerscheinung handelte wie bei den Difflugien, und daß solche Erscheinungen vielleicht öfter zu der Annahme von Häutungsprozessen Anlaß gegeben haben.

Ich möchte noch kurz auf die Absterbeerscheinungen bei lebensfähigen und dann zerquetschten Difflugien aufmerksam machen. Zerdrückt man Difflugien, so zeigt das fein alveoläre Plasma noch einige Zeit amöboide Bewegungen. Hyaline und kernfreie Plasmapartien wölben sich vor und schnüren sich ab. Diese kugeligen Plasmagebilde zeigen dann noch einige Zeit amöboide Bewegungen und deutliche Plasmaströmung. Hieranf zerfallen sie, ohne vorher Quellungserscheinungen wie die oben geschilderten zu zeigen.

2. Kopulation.

Dieser Vorgang beginnt wie die Plastogamie, nimmt aber einen ganz anderen Verlauf. Zwei Difflugien legen sich mit ihren Schalenöffnungen aneinander und verschmelzen. Die Schalen beider Individuen sind meist etwa gleich groß und mit Weichkörper etwa halb gefüllt. Die Tiere strecken keine Pseudopodien aus. Hierauf beginnt das eine Tier in das andere überzufließen (Taf. X Fig. 10). Manchmal ist dieser Vorgang schon nach einer Stunde beendet. Andere Paare liegen erst länger, oft einen Tag lang, plastogamisch verbunden beisammen und erst dann beginnt das eine Individuum in das andere überzufließen. Wenn die eine Schale fast ganz gefüllt und die andere fast leer geworden ist, werden dort, wo die beiden Schalenöffnungen aneinander liegen, viele lange, lebhaft bewegliche Pseudopodien hervorgestreckt, und so wird die leere Schale abgestoßen. Meist sind dann nur hyaline Pseudopodien zu sehen; es kommt aber auch vor, daß noch ein breiter Lappen körnigen, inhaltreichen Plasmas aus der Schale hervorsieht, dem erst außen das stets hyaline Plasma anliegt, welches die Pseudopodien bildet. Nach und nach wird nun auch die Masse des körnigen Entoplasmas eingezogen und es schauen nur noch die sich lebhaft bewegenden Pseudopodien hervor. Diesen Vorgang habe ich an lebenden Difflugien sehr oft verfolgt, sowohl an Tieren, die ich schon verbunden aus der Kultur holte, als auch an solchen, welche ich längere Zeit mit einer gezählten Anzahl anderer isoliert gehalten hatte, so daß eine etwaige Verwechslung dieser Kopulation mit einer Teilung, wie BLOCHMANN (1887) einen von JICKELI beobachteten ähnlichen Vorgang deutet, ausgeschlossen ist. Auf Schnitten erkennt man schon auf den Anfangsstadien den großen Unterschied der Plastogamie und Kopulation, wie ich diesen Vorgang wohl nennen muß. Wie oben geschildert, bleiben bei plastogamischen Tieren Kerne und Chromidialsubstanz in ihrer gewöhnlichen Lage in beiden Individuen liegen. Bei der Kopulation ist dies nur bei dem einen Tiere der Fall (Taf. X Fig. 10. 11).

Im anderen, dem überfließenden, erkennt man deutlich, wie die Chromidialsubstanz durch lebhafte Strömung in viele kleine Kugeln und Klumpen auseinander gerissen ist (Taf. X Fig. 10) und im ganzen Plasma umher liegt. Die Kerne liegen dazwischen, ebenso die Nahrungskörper und Vakuolen. Die Anordnung des Weichkörpers in Zonen ist verschwunden. Ebenso wie bei Individuen, die sich plastogamisch verbinden, kann auch bei kopulierenden die Kernzahl der beiden Tiere eine verschiedene sein. So wurden im November Kopulationen beobachtet, von denen ein Tier 10, das andere 13 Kerne hatte. Bei einem anderen Paare wiesen beide Individuen 18 Kerne auf. Bei einem dritten schließlich war die Kernzahl 8 und 10. Es fließt nun zuerst das Plasma mit der in viele kleine Brocken verteilten Chromidialsubstanz und den Kernen in das andere Tier über. Es folgt dann das Plasma, das die sonstigen Inhaltsgebilde enthält, und schließlich ein Lappen von deutlich alveolärem Plasma, wohl dasselbe, das hierauf die Pseudopodien bildet (Taf. X Fig. 11). Die übergetretene Chromidialsubstanz verschmilzt mit der des ruhig gebliebenen Tieres vollständig; die Kerne lagern sich in den Fundus der Schale. Wir finden nun wieder die Anordnung in Zonen wie bei allen gewöhnlichen Difflugien. Die eine Schale ist ganz leer geworden; ich konnte nirgends irgendwelche ausgestoßene Bestandteile darin finden. Die andere Schale ist dagegen ganz voll Plasma. Konserviert man solche Tiere kurz nach dem Zusammenfließen, so kann man es den Präparaten nicht ansehen, daß man ein Tier vor sich hat, das aus zwei verschmolzenen hervorgegangen ist, nur sind die Schalen ganz gefüllt. Die Chromidialsubstanz dagegen zeigt dieselbe Beschaffenheit wie bei Einzeltieren. Kernverschmelzungen habe ich nie finden können, obgleich ich viele solche Präparate in den verschiedensten Stadien des Zusammenfließens sorgfältig durchmusterte. Nach der Kopulation füllt die Chromidialsubstanz, welche schon die vorher bei Herbsttieren beschriebenen Veränderungen durchgemacht hat, oft den halben, häufig sogar $^3/_4$ des Weichkörpers der Tiere aus. Auch enthalten solche aus Kopulation hervorgegangenen Tiere natürlich sehr viele Kerne.

Die Kopulation ist besonders häufig vom September ab; doch habe ich auch im Juni drei Kopulationen beobachtet. Es gelang mir nicht, festzustellen, was aus diesen frühzeitig kopulierenden Tieren wird. Ein Paar, das ich isolierte, starb ab, zwei Paare konservierte ich, in der Hoffnung, neue zu finden, und weil ich mir über die feineren Vorgänge Klarheit verschaffen wollte. Ich kannte damals die häufigen Kopulationen der Herbsttiere noch nicht.

3. Konjugation.

Am 15. Juli fand ich drei Individuen, die anscheinend plastogamisch verbunden waren. Leider konservierte ich diese drei zusammenhängenden Tiere. Am Präparat erst sah ich, daß es sich hier nicht um Plastogamie, sondern um Kopulation oder Konjugation handelte. Die Chromidialsubstanz ist in viele Brocken zerfallen (Taf. XI Fig. 1). Auch die Kerne sind nicht mehr in ihrer ursprünglichen Lage, und zwar ist dies im Gegensatz zu der Kopulation bei allen drei Tieren der Fall. Im Plasma liegen verschieden große Kugeln, welche sich mit Blen-de-Lyon gefärbt haben, aber auch einen matten Ton von dem Kernfarbstoff (es wurde Safranin angewendet) zeigen. Über ihre Bedeutung vermag ich nichts zu sagen; mit der Chromidialsubstanz stehen sie nicht in Verbindung. Vakuolen, Nahrungsvakuolen und Nahrungsreste sind hier wie bei allen anderen verbundenen Tieren vorhanden. Die Kerne zeigen eine auffallend dünne Kernmembran bei Vergleich mit Kernen normaler Difflugien. An einzelnen Stellen der Kernoberfläche scheint die Membran sogar ganz geschwunden (Taf. XI Fig. 1 b, c, d, e). An solchen Stellen bemerkt man deutlich, daß gut gefärbte Binnenkörper aus dem Kerne austreten (Taf. XI Fig. 1 b, d *bk 1*). Auf Figur 1 e sind zwei Binnenkörper, *bk 1* und *bk 2*, bereits aus dem Kerne ausgetreten. Einzelne der Binnenkörper sind hier verhältnismäßig groß: sie sind vermutlich aus mehreren kleinen zusammengeflossen. Gewöhnlich liegen Chromidialsubstanzbrocken solchen Kernen dicht an (Fig. 1 b, c, d, e *chrs*), doch ist dies nicht immer der Fall. Jedenfalls liegt die Vermutung nahe, daß hier eine innigere Beziehung von Kernen und Chromidialsubstanz (Taf. XI Fig. 1 b, c, e *chrs*) zu suchen ist. Die Chromidialsubstanz zeigt den typischen, unregelmäßig vakuolisierten Bau der Frühlingstiere, auch sind Kohlehydratkörnchen in ihr nirgend vorhanden. Die Grundsubstanz der Chromidialsubstanz ist massig und läßt keinerlei feineren Bau erkennen. Durch die Strömung zieht sie sich oft in Fäden und Brücken aus (Taf. XI Fig. 1 a). Dies deutet wieder auf ihre zähflüssige Konsistenz hin. Leider fand ich keine Exemplare wieder, die ähnliche Verhältnisse zeigten. Alle anderen erwiesen sich nur als drei plastogamisch verbundene Individuen. — Daß es sich in dem obigen Fall nur um Plastogamie handelte, scheint ausgeschlossen, wenn man diese Tiere mit anderen Plastogamien vergleicht. Daß es sich um Kopulation handelt, glaube ich auch nicht. Bei allen anderen Kopulationen blieb ein Individuum in Ruhe und nahm das andere überfließende in seinen

Plasmaleib auf, um vollständig mit ihm zu verschmelzen. Ebenso war ein Knospungs- oder Teilungsprozeß ausgeschlossen, denn die drei Exemplare hatten sich unter einer Anzahl isolierter und gezählter Tiere miteinander verbunden. Auch war die Färbung aller drei Schalen fast gleich dunkel; ein Tier war nur etwas größer als die beiden anderen. Alle drei Individuen sind, wie aus Taf. XI Fig. 1 hervorgeht, in lebhafter Umwälzung ihres Plasmainhaltes begriffen. Alle drei aber sind vom Plasma gleichmäßig erfüllt, so daß man nicht den Eindruck erhält, als ob ein oder zwei in ein anderes überfließen wollten. Bei allen übrigen Kopulationen, welche ich beobachtete, war dagegen das Überfließen des einen Tieres in das andere bereits bei Beginn des Prozesses deutlich zu erkennen, während Chromidialsubstanz und Kerne ebenso starke Verlagerungen zeigen, wie an diesen Exemplaren. Ich vermute vielmehr, daß es sich hier um ein Art Konjugationsvorgang handelt, der auf einen Austauch der Kerne, resp. der Chromidialsubstanz abzielt.

E. Vorbereitungen zur Encystierung.

Bei den Herbsttieren ist die häufige Kopulation wohl sicher in Zusammenhang mit der später zu schildernden Encystierung zu bringen. Das Hauptgewicht scheint auf die Verschmelzung der Chromidialsubstanz zu legen zu sein. Ich möchte in dieser Hinsicht betonen, daß ich im September, Oktober und auch noch vereinzelt anfangs November häufig Kopulationen beobachtet habe, ferner daß jetzt die Schalen der meisten Individuen ganz von Plasma erfüllt sind. Im Weichkörper war der größte Teil von Chromidialsubstanz erfüllt, und häufig fand sich eine erstaunliche Anzahl von Kernen; bis zu 40 konnte ich zählen. Außerdem ließen sich Kernveränderungen auf Schnitten häufig nachweisen. Ob alle Tiere, welche ich in der angegebenen Zeit konservierte, und die die nachstehend zu schildernden Kernveränderungen zeigen, wirklich aus zwei kopulierten hervorgegangen sind, kann ich nur mutmaßen, aber nicht behaupten. Jedenfalls zeigten sowohl drei kopulierende Paare als auch vier Difflugien, welche aus der Kopulation hervorgegangen waren und deren Zusammenfließen ich beobachtet habe, die große Masse von Chromidialsubstanz und Kernen und an einzelnen dieser Kerne Veränderungen, welche für die Weiterentwicklung der Tiere von Wichtigkeit zu sein scheinen.

a) Kernveränderungen.

Im Oktober und anfangs November zeigten sich in sehr vielen Präparaten der frisch aus der Kultur genommenen Tiere Kernver-

änderungen. Das Charakteristische derselben ist, daß die chromatischen Binnenkörper aus dem Kerne austreten. Die Wege, auf denen dies erreicht wird, sind verschieden.

Man sieht oft, daß an einer Stelle der Kernperipherie die doppelt konturierte Kernmembran deutlich verdünnt oder nicht mehr nachweisbar ist. Die Alveolen des Kerngerüstes stoßen demnach hier direkt an die des Plasmas. An solchen Stellen sieht man nun einen oder mehrere Binnenkörper des Kernes liegen. Wie Taf. XI Fig. 5c Kern 2 zeigt, liegt hier ein Binnenkörper (*bk 1*) halb im Plasma, ein anderer (*bk 2*) bart an der Grenze von Plasma nnd Kern (siehe auch Fig. 5c Kern 1 [*bk 1*]). Bei anderen Kernen (Taf. XI Fig. 5f) liegt ein Binnenkörper (*bk 1*) außerhalb des Kernes, nabe an der Stelle, an der die Membran geschwunden ist; ein zweiter (*bk 2*) liegt auf der Grenze von Kern und Plasma; Fig. 5b Kern 1 zeigt zwei Binnenkörpor (*bk 2*) ins Plasma ausgestoßen, nnd Kern 2 einen solchen (*bk 1*), der im Begriff ist auszutreten. Dasselbe ist bei Taf. XI Fig. 5g der Fall; die Kernmembran (*km 1*) bat sich verdünnt und ein Binnenkörper (*bk 1*) ist dort ausgestoßen, ein zweiter (*bk 2*) liegt auf der Grenze von Kern nnd Plasma. Von dem mit *chr* bezeichneten Chromatinbrocken kann man nicbt mit Sicberheit sagen, ob er ans dem Kern stammt oder aus der Chromidialsubstanz. Solche Bilder sind bänfig (Fig. 5b Kern 1 n. 2 *chr*, Fig. 1c *chr*, Fig. 2 *chr*). An manchen Kernen verdünnt sich die Kernmembran an mehreren Stellen gleichzeitig, und man kann an solchen Präparaten viele Übergänge des Auswanderns des Chromatins beobachten (Taf. XI Fig. 5d *km 1* und *km 2*, und Fig. 5b Kern 1 *km 1* u. *km 2*, und Fig. 5f *km 1* u. *km 2*). An anderen Kernen sieht man statt der sonst so zahlreichen Binnenkörper nur noch zwei (Taf. XI Fig. 5b) oder einen (Taf. XI Fig. 5i). Die Membran hat sich an diesen Kernen dentlicb verdünnt und ist streckenweise verschwunden. Offenbar ist das meiste Chromatin hier in das Plasma ansgestoßen worden.

An anderen Kernen bleibt die Kernmembran ganz erhalten. An einzelnen Stellen färbt sich aber die sonst stets mit Plasmafarbstoffen typisch gefärbte Membran nun mit dem Kernfarbstoff, welcher stets die Binnenkörper färbte (Taf. XI Fig. 4a u. c *chr*). Die Kernmembran muß also an diesen Stellen chromatische Snbstanz, äbnlich der der Binnenkörper enthalten. Möglicherweise bandelt es sich nm ein durch die Membran Hindurchwandern der flüssigen Binnenkörper. Wahrscheinlicher scheint es jedoch, daß die Kernmembran zäbflüssig ist nnd den wohl ebenfalls zähflüssigen Binnenkörpern den Durchtritt gestattet. Dort, wo die Membran Chromatinfärbung zeigt, ist ver-

mutlich ein Binnenkörper im Begriff die Membran zu durchwandern. — Übergänge dieses Prozesses zeigt das Präparat, das in Taf. XI Fig. 4a wiedergegeben ist. In einem der beiden Kerne (rechts) sieht man bereits deutlich die in die Membran eingelagerte chromatische Substanz (*chr*). An dem linken Kern hat man dagegen vollständig den Eindruck, als ob der hart an der Membran liegende Binnenkörper (*bk*) im Begriffe wäre, sich der Membran anzufügen, um hindurchzutreten. Es wurde früher hervorgehoben, daß bei normalen Kernen die Binnenkörper sich mehr in der zentralen Region des Kernes befinden. — Nicht immer ist nur eine Stelle der Membran chromatinhaltig. Wie man auf Taf. XI Fig. 4b erkennt, treten auch manchmal mehrere kleine Chromatinkugeln (*bk*) gleichzeitig in die Membran ein. Beide Modi des Chromatinaustrittes finden sich in demselben Individuum, ja sogar in demselben Kern, wie Taf. XI Fig. 5e zeigt. Dort ist bei *chr* Chromatin in der Membran selbst, während bei *km 1* die Membran eine Strecke weit verdünnt ist; an dieser Stelle wird wohl der Binnenkörper (*bk*) auswandern. Auch zeigen nicht alle Kerne gleichzeitig die Kernveränderungen. Während einige schon fast von Chromatin leer sind und andere im Begriffe stehen, sich des Chromatins zu entledigen, findet man im selben Tier auch ganz normale unveränderte Kerne mit dicker Membran (Taf. XI Fig. 6).

Man bemerkt (Taf. XI Fig. 6), daß in dem Kern mit dicker Membran sehr viel chromatische Snbstanz, dagegen in dem Kern Taf. XI Fig. 4d mit unverdünnter Membran nur noch ein Kügelchen vorhanden ist; offenbar sind die meisten Binnenkörper hier auf die oben geschilderte Weise aus dem Kern ausgetreten. Taf XI Fig. 4e zeigt einen Kern ganz ohne Binnenkörper. An demselben ist die Membran noch erhalten; vermutlich sind hier alle Binnenkörper durch die Membran ausgetreten. Der Kern ist stark geschrumpft. Solche Bilder sind selten und schwer nachweisbar, aber unzweifelhaft vorhanden. Wenn die chromatische Substanz ausgetreten ist, geht der Kernrest vermutlich schnell zugrunde. Daß es sich bei solchen leeren Kernen nicht bloß um Kernanschnitte handelte, die etwa auf dem nächsten Schnitte noch Chromatin enthalten, wurde selbstverständlich festgestellt. Chromatinleere Kerne mit verdünnter Kernmembran fand ich nicht; dieselben heben sich wohl nicht genügend vom Protoplasma ab.

Die aus den Kernen ausgetretenen Chromatinkörper konnte ich stets nur in der Nähe des Kernes nachweisen, offenbar kurz nach ihrem Austritt (Fig. 5b, linker Kern *bk 2* und Fig. 5f *bk 1*). Da

aber aus den zahlreichen Kernen viel Chromatin austritt, so drängt sich natürlich die Frage nach dem Verbleib dieser im Anfang so deutlich nachweisbaren Gebilde auf. Nun zeigen sich häufig Bilder, in denen die Chromidialsubstanz dicht an den Kernen, häufig sogar direkt den verdünnten Stellen der Kernmembran anliegt (Taf. XI Fig. 5a, d, e *chrs*). Kernbinnenkörper und die färbbaren feinen Körnchen des Chromidialsubstanzgerüstes verhalten sich, wie wir schon früher sahen, gegen Farbstoffe und auch sonst chemisch gleich. Sollten diese Substanzen hier ineinander übergehen? Bilder, wie solche in Taf. XI Fig. 5a, machen dies wahrscheinlich. Es kommen jedoch auch Fälle vor, in denen Kerne, aus denen Chromatin austritt, frei im Plasma liegen (Taf. XI Fig. 5b Kern 2), oder die Chromidialsubstanz gerade den dicken und nicht den verdünnten Teilen der Kernmembran anliegt (Taf. XI Fig. 5f *chrs*), doch scheinen diese Fälle seltener. Jedenfalls beobachtete ich Chromatinklumpen, welche sicher aus dem Kerne stammen, und die auch die typische vakuolige Beschaffenheit der Binnenkörper zeigten, nur in der Nähe des Kernes und der Chromidialsubstanz. Frei im Plasma selbst fand ich keine.

Den Einwand, daß es sich hier etwa um Erscheinungen handelt, welche durch Konservierung und Färbung hervorgerufen werden, glaube ich dadurch widerlegen zu können, daß sich diese Bilder bei Konservierung mit Chromosmiumsäure, Pikrinsäure und Sublimatgemischen, bei Färbung mit Boraxkarmin, Bleu-de-Lyon, dem FLEMMING'schen Dreifarbengemisch, wie mit Safranin und Bleu-de-Lyon zeigten, und zwar nur bei Herbsttieren. Im Juni fand ich noch ähnliche Kernveränderungen bei den zwei Kopulationsexemplaren und den vermeintlichen drei Konjugationsdifflugien im Juli, sonst nirgends im Frühjahr und Sommer bei einzelnen Difflugien, von denen ich eine Menge Präparate besitze. Das etwaige Bedenken, daß die Chromatinkörper etwa beim Schneiden aus den Kernen herausgerissen wären, wird hinfällig, wenn man beachtet, daß im selben Tiere die Kerne nach den verschiedensten Richtungen ihr Chromatin ausscheiden. Wären diese Verhältnisse durch die Schnittführung entstanden, so müßten alle oder die meisten Chromatinbrocken desselben Schnittes nach einer Seite von den Kernen liegen, was nirgends der Fall ist. Auch liegen die Brocken deutlich im Plasma selbst.

b) Veränderungen im Weichkörper.

Die Kernauflösungen schreiten fort und die meisten Kerne zeigen die früher geschilderten Veränderungen, um sich ihres Chromatins

zu entledigen. Fettröpfchen im Plasma sind selten und kleiner als im Frühjahr. Die Chromidialsubstanzkügelchen mit ihren Kohlehydratinhaltskugeln verkleben alle miteinander zu einem zusammenhängenden Wabenwerk (Taf. XI Fig. 7). Die Chromidialmasse liegt zentral. Peripher, gewöhnlich an einer Stelle eine stärkere Ansammlung bildend, befindet sich ein mehr oder weniger breiter Plasmasaum. Eine Abgrenzung der Chromidialsubstanz vom Plasma durch eine Membran findet sich hier ebensowenig wie früher; auch zur Bildung eines Alveolarsaumes der wohl recht zähflüssigen Masse kommt es nicht, sondern die einzelnen Waben springen wie stets kugelig unregelmäßig ins Plasma vor (Taf. XI Fig. 7a *chrs*).

Solche Tiere stehen kurz vor ihrer Encystierung. Ehe diese eintritt, werden alle Fremdkörper und Nahrungsreste nach der Schalenöffnung hin befördert und ausgestoßen (Taf. XI Fig. 7). Bei dem abgebildeten Tiere, das sich zur Encystierung anschickt, war wieder eine jener früher geschilderten, achromatischen Spindeln vorhanden; in den Cysten selbst fand ich sie dagegen nie. Vermutlich sind es aufgeknäulte Bakterien, welche wie die Fremdkörper vor der Encystierung ausgestoßen werden. Auch ein kernloser, grob vakuolärer Teil des Plasmas scheint abgestoßen zu werden, doch ist dies nicht regelmäßig der Fall. Ich beobachtete es nur zweimal deutlich.

II. Encystierte Tiere.

Wenn das Tier sich zur Encystierung anschickt, zieht es zunächst alle Pseudopodien ein und kugelt sich in der Schale ab. Nahrungskörper, Reste, Exkrete sind ausgestoßen und auch viel Wasser wird abgegeben. Dadurch wird das Volumen des Tieres oft bis auf ein Viertel des ursprünglichen verringert. Das vorher deutlich alveolär gebaute Plasma erscheint nun fast homogen oder fein gekörnelt. Es ist viel dichter und stärker lichtbrechend als im unencystierten Tiere, und färbt sich viel stärker als in jenem. Das Plasma scheidet nun zunächst eine dünne, gallertige und kurz darauf eine zarte feste Cystenhülle ab.

Irgendeine Struktur ist in der festen Cystenhülle nicht wahrzunehmen. Mit Jod färbt sie sich gelb. Sie bleibt unverändert, wenn man sie mit 15proz. Kalilauge erwärmt. Beim Kochen mit 15proz. Kalilauge verschwindet sie dagegen. Auch in 50proz. Schwefelsäure löst sie sich sofort. Sie ist also wohl eiweißartiger Natur.

Die Hülle ist sehr dünn; auf Schnitten erkennt man, daß sie nur etwa $1-1^1/_2$ μ dick ist. Außen ist sie förmlich inkrustiert mit Algen und Diatomeenskeletten, welche größtenteils von der vor der Encystierung ausgestoßenen Nahrung herrühren. Diese Reste und allerhand Detritus sind miteinander verklebt und erhöhen wohl die Festigkeit der Cystenmembran.

A. Äußere Beschaffenheit der Cyste.

Ehe die Encystierung begann, sahen wir, daß der Weichkörper die Schalen ganz ausfüllte; die Cysten dagegen nehmen nur etwa $^1/_2$—$^1/_4$ des Schaleninnern ein. So war z. B. in einer 324 μ langen Difflugienschale der Cystendurchmesser nur 169 μ groß. Die Cysten liegen im Fundus der Schale (Textfig. I). Deckelbildungen vor den Cysten, wie sie für andere Difflugien geschildert werden, kommen bei Difflugia urceolata nicht vor. Die Cysten sind kugelig. Häufig ist die eine Hälfte ihrer Wand konkav eingesenkt, so daß Durchschnitte der Cysten in gewisser Richtung etwa halbmondförmig aussehen. Man findet dies ziemlich oft auf Schnitten. Es ist wohl möglich, daß dies von Schrumpfung bei der Konservierung herrührt. Auch an solchen Cysten sind aber trotzdem die feinsten Strukturen erhalten. Schneidet man die Cyste parallel zur eingesenkten Wand, so erhält man ringförmige Schnitte, welche natürlich in der Mitte ein Loch haben; das innere Loch ist hier ebenso wie der äußere Rand von der Cystenmembran gebildet. Schneidet man jedoch rechtwinkelig zur eingesenkten Wand, so erhält man, wie erwähnt, halbmondförmige Bilder (Taf. XII Fig. 7 u. 8).

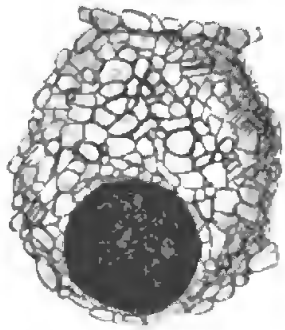


Fig. I.

B. Biologisches über die Encystierung.

Die Encystierung beginnt in den im Freien gehaltenen Kulturen Ende Oktober oder Anfang November. In solchen Kulturen sterben natürlich im Winter die Pflanzen ab. Bei leichtem Frost zeigten sich etwa 4 Proz. der Difflugien encystiert. Ende November waren ca. 50 Proz. encystiert, Ende Dezember etwa 95 Proz. Im Januar fand ich ganz vereinzelt unencystierte Difflugien, die den typischen Bau der früher geschilderten Herbsttiere mit kohlehydrathaltiger Chromidialsubstanz und zahlreichen Kernen zeigten. Die Kerne

dieser unencystierten Tiere waren unverändert. Ausgangs Januar und im Februar fand ich keine unencystierten Tiere mehr. Ob die unencystierten Tiere sich nun noch encystiert hatten oder zugrunde gegangen waren, vermag ich nicht zu sagen. — Alle Tiere dagegen, welche ich von Ende November bis Mai frisch aus dem Grunewald erhielt, waren encystiert.

In Kulturen, welche ich bei Zimmertemperatur hielt, und in denen eine reiche Algen- und Diatomeenflora gedieh, und das Sphagnum grünte, trat die Encystierung etwas später, Ende November, aber auch hier regelmäßig ein. Bis Mitte Dezember war auch hier fast alles encystiert; ausgangs Januar fand ich keine unencystierten Tiere mehr. Die Pflanzen gediehen in diesen Kulturen den ganzen Winter über. Ich beobachtete den Eintritt der Encystierung in zwei Wintern an fünf meiner reichsten Kulturen, welche in der warmen Stube gehalten waren. Ein äußerer Grund für den Eintritt derselben war nicht zu entdecken.

Alle Versuche dagegen, im Sommer Tiere zur Encystierung zu bringen, mißlangen. Ich hielt Kulturen erst kühl im Keller und brachte sie dann langsam auf Eis. Die Tiere zogen sich in ihre Schalen zurück und zeigten keine Pseudopodienbewegung, encystierten sich aber nie. Setzte ich diese häufig wiederholten Versuche lange fort, so starben die Tiere ab, ohne jemals Encystierung zu zeigen. Brachte ich sie noch rechtzeitig wieder in ihre gewöhnliche Temperatur, so lebten sie weiter.

Tiere, die ich hungern ließ, zeigten ebenfalls nie Encystierung. Ließ ich sie zu lange hungern, so starben sie unter den früher erwähnten Aufquellungs- und Zerfließungserscheinungen ab. Tiere, welche durch langsames Verdunstenlassen ihres Kulturwassers zur Encystierung gebracht werden sollten, starben ebenfalls stets ab. Dasselbe geschah meist bei Tieren, die ich zu demselben Zweck in Wasser anderer Herkunft brachte: entweder starben sie, seltener lebten sie ruhig weiter, jedenfalls encystierten sie sich nie.

Nach all diesen Versuchen glaube ich behaupten zu können, daß die regelmäßig im Spätherbst auftretende Encystierung der Difflugia urceolata eine Erscheinung ist, welche aufs engste mit dem Entwicklungsgang dieser Art verknüpft ist und keine Schutz- oder Winterruhehülle darstellt.

Es encystieren sich die Tiere von Anfang November bis Anfang Januar und zwar Tiere, die in derselben Kultur leben, ungleichzeitig. Sobald die Encystierung eingetreten ist, machen die Cysten Veränderungen durch. Man kann es den Cysten von außen natür-

lich nicht ansehen, welche von ihnen z. B. Mitte Dezember sich gebildet haben und welche dies schon vor sechs Wochen taten. Deshalb konservierte ich regelmäßig, ca. alle drei Tage, eine größere Anzahl Cysten, die ich — was bei den kleinen spröden Gebilden recht mühsam ist — schneiden mußte. Denn an lebenden Cysten kann man wegen der undurchsichtigen Hüllen natürlich nichts sehen, ebensowenig an Totopräparaten. Auf den Schnitten findet man nun z. B. im Dezember allerhand Stadien nebeneinander; Tiere, die eben im Begriff sind, sich zu encystieren bis zu solchen, die dies vermutlich schon vor sechs Wochen getan haben. Man muß also versuchen, diese Stadien zu kombinieren. Die Anfangsstadien sind am leichtesten zu erkennen, denn sie müssen sich mit den sicher als eben erst encystiert erkannten Stadien, vom Beginn der Encystierungsperiode identifizieren lassen. Bei den späteren Stadien hat es die größten Schwierigkeiten, ihre Aufeinanderfolge zu bestimmen, da die Cysten sich ungleichmäßig weiter entwickeln. Manche Stadien findet man lange und regelmäßig, andere wieder selten. Die Tiere verharren also offenbar in manchen Zuständen längere, in anderen kürzere Zeit, doch scheint dies auch bei den einzelnen Tieren zu wechseln. Tiere, die jung encystiert, zusammen isoliert und in bestimmten Zeiträumen zusammen konserviert wurden, zeigten demnach verschiedene Stadien der Entwicklung. — Einmal encystierten sich ausnahmsweise die meisten Tiere einer ziemlich reichen, im Freien gehaltenen Kultur fast gleichzeitig, und zwar schon am 24. bis 25. Oktober. Eine größere Menge Difflugien aus dieser Kultur, welche zufällig am 21. Oktober konserviert worden waren, zeigten alle die oben beschriebenen Kernveränderungen. Aber auch in dieser Kultur war die Entwicklung der Cysten eine ungleichartige und schon Mitte November konnte man die verschiedensten Stadien finden. Einzelne Stadien fand ich jedoch nur von Ende Februar bis April, so daß ich diese wohl mit Recht als Endstadien der Entwicklung auffassen muß.

C. Bau und Entwicklung des Cysteninhalts.

Ich will versuchen, eine Schilderung der Entwicklung zu geben, möchte aber nochmals betonen, daß der Zusammenhang der einzelnen Bilder, welche ich alle häufig fand und für die ich natürlich, soweit dies eben möglich, auch die chronologische Reihenfolge berücksichtigte, auf Kombination beruht, da die Beobachtung der Entwicklung am selben Objekt wegen der oben erwähnten Schwierigkeiten unmöglich erscheint.

Tiere, welche sich encystiert haben, sind also ganz frei von Fremdkörpern. Zentral liegt die hier ganz zusammenhängende Chromidialsubstanz als ein einheitlicher Klumpen (Taf. 12 Fig. 1 *chrs*). Ihr Bau ist der gleiche wie der unencystierter Difflugien im Herbst. Das chromatische Gerüst mit seinen reichlich eingelagerten Chromatinkörnchen bildet ein typisches Wabenwerk. Die Körnchen liegen hier häufig so dicht, daß die Wände fast als homogene Linien erscheinen. Nur an einzelnen Stellen nimmt man die achromatische Grundsubstanz wahr. In jeder Masche ist ein Kohlehydratkörnchen deutlich zu sehen (Taf. XII Fig. 9a). Bei Färbung mit Safranin, Gentianaviolett, Orange erscheint die Chromidialsubstanz bei schwachen Vergrößerungen violett, bei starken erkennt man, daß diese Farbe von dem stets rot gefärbten Gerüst und den blau gefärbten Kohlehydratkörnern herrührt. In den Knotenpunkten des Gerüstes zeigen sich stets Verdickungen. Die Chromidialsubstanz ist auf diesem Stadium natürlich ebenso wie bei den unencystierten Tieren dem Plasma eingelagert. Sind kleine Spalten oder Lücken zwischen ihr, so werden diese natürlich überall vom Plasma durchdrungen.

An der Oberfläche des Cysteninhalts findet man stets sehr kompaktes, stark färbbares, offenbar sehr wasserarmes Plasma, das feine Granulationen, aber nirgend alveolären Bau erkennen läßt. Dieses peripher liegende Plasma macht nun eine für die Difflugiencysten sehr charakteristische Umwandlung durch, welche schon sofort nach der Encystierung beobachtet wird. Es finden sich nämlich in dem Plasma zunächst eine geringere Anzahl kleinerer bis ziemlich ansehnlicher Kugeln, so daß man den Eindruck erhält, als wenn ein Teil des Plasmas sich zu diesen Kugeln differenziere. Wie dieser Prozess vor sich geht, ist mir nicht klar geworden. Jedenfalls sieht man auf vielen Schnitten, wie dies Fig. 1 u. 2 Taf. XII zeigen, daß im Plasma (*pl*) Kugeln (*pk*) auftreten, welche nur aus dem Plasma entstehen können. Schließlich findet man nur noch solche Kugeln, zwischen welchen sich kein weiteres Plasma mehr nachweisen läßt, so daß keine andere Annahme möglich ist, als daß sämtliches in die Bildung der Kugeln aufgegangen ist. Die Kugeln sind in lebenden Cysten deutlich konturiert, ziemlich stark lichtbrechend und opak. Bei Behandlung mit Jod und Jodjodkalium färben sie sich gelb, verdünnte Schwefelsäure und Speichel ergab keinerlei Veränderungen, von absolutem Alkohol und Äther werden sie nicht gelöst und schwärzen sich nicht mit Osmiumsäure. Sie verhalten sich auffallend widerstandsfähig gegen Pepsin und Trypsin. Behandlung mit diesen Flüssigkeiten durch 3 Tage bei 40° ließ die Kugeln wohl

blasser werden, jedoch lösten sie sich nicht. Das Plasma hat also eine Umwandlung erfahren.

Anf Schnitten erkennt man, daß eine Membran um die Plasmakugeln nirgend vorhanden ist. Sie scheinen sich peripher zu bilden, wenigstens liegen an der Peripherie die kleinsten und wohl jüngsten. Von Plasmafarbstoffen werden sie blaß gefärbt und zeigen oft kleine Granulationen, die sich gewöhnlich auch mit dem Plasmafarbstoff färben. Je weiter die Kugeln nach innen liegen, desto größer werden sie und dunkler gefärbt. Ihre Größe schwankt zwischen 9 und 14 μ. Die größeren färben sich mit Plasma- und Kernfarbstoffen häufig diffus (Taf. XII Fig. 1 n. 2). Vielleicht sind Substanzen, welche sich mit Kernfarbstoffen färben, nicht immer morphologisch individualisiert, sondern im Plasma gelöst vorhanden und bedingen die starke Färbung der großen Kugeln.

In den meisten der größeren Kugeln finden wir jedoch noch individualisierte Inhaltsgebilde. Außer den feinen plasmatischen Granulationen sind hier ungleich große Inhaltsgebilde vorhanden, welche sich mit dem Kernfarbstoff (es wurde meist Safranin und Eisenhämatoxylin angewendet) intensiv färben. Die Form dieser Inhaltsgebilde ist verschieden, sie werden bis ca. 2 μ groß. In den Inhaltsgebilden nimmt man öfters ein oder mehrere kleine Vakuolen wahr, wie dies anch bei den Binnenkörpern der Kerne der Fall war (Taf. XII Fig. 2*pi*). Die Plasmakugeln bleiben stets membranlos und von ungleicher Grösse.

Von den alten Kernen finden wir auf diesen Stadien nur noch zwei bis fünf wieder. Ihre Membran ist sehr dünn und zeigt auf Schnitten Einbuchtungen. Die Kerne machen den Eindruck von Degeneration. Sie liegen oft mitten in der Chromidialsnbstanz, ebenso oft aber auch im randlichen Plasma. Irgendeine Gesetzmäßigkeit in dieser Hinsicht läßt sich nicht feststellen. Oft sind ihre Binnenkörper noch stark färbbar, wie bei den unencystierten Tieren; andere Male wieder tingieren sie sich nur ganz schwach. Zerquetscht man lebende Cysten dieses Stadinms, so findet man die Kerne schwach lichtbrechend, viel schwächer als im unencystierten Tiere, aber stets kreisrund. Die meist unregelmäßige Kontur der Kerne an Präparaten beruht also wohl auf Schrumpfung der recht inhaltsarmen Kerne.

Woher die sich mit Kernfarbstoffen färbenden Inhaltsgebilde der Plasmakugeln stammen, läßt sich mit Sicherheit nicht sagen. Die Chromidialsubstanz bleibt während des Bildungsprozesses der Plasmakugeln unverändert. Wahrscheinlich ist es daher, daß das

Chromatin aus den alten, größtenteils anfgelösten Kernen stammt. Taf. XII Fig. 1 zeigt eine junge Cyste, in welcher zentral die noch unveränderte Chromidialsubstanz (*chrs*) liegt; peripher das Plasma, das in Kugelbildung (*pk*) begriffen ist. In diesem Tier lagen die Kerne (*k*) im Plasma. Im Plasma sieht man die Kugeln sich bilden, außerdem liegen chromatische Brocken (*chr*) in der Nähe der beiden degenerierenden Kerne im Plasma. Einzelne Plasmakugeln enthalten rote Inhaltsgebilde (*pi*). Hier hat es den Anschein, als ob die chromatischen Elemente des Plasmas aus den degenerierenden Kernen stammen nnd in die sich bildenden Kngeln anfgenommen werden; anf vielen anderen Präparaten schien es ebenso, ich konnte den Vorgang aber nicht sicher beobachten.

Die Kngelbildung des Plasmas schreitet fort und allmählich beginnen die Kngeln (*pk*) in das ganz zusammenhängende Chromidialnetz (*chrs*) einzuwandern (Taf. XII Fig. 2). Dabei verschmelzen häufig mehrere Plasmakngeln miteinander. Nach und nach durchsetzen sie das ganze Chromidialnetz. Dnrch dieses Einwandern der Plasmakngeln wird die Chromidialsnbstanz völlig zerklüftet. Sie wird von Plasmakugeln ganz durchsetzt und Teile von ihr werden nach der Peripherie gedrängt (Taf. XII Fig. 2). Die Chromidialsnbstanz kommt aber nie direkt mit der Cystenwand in Berührung. An Stellen, an denen die Cystenwand ein wenig abgerissen ist, oder anderweitig losgelöst, kann man stets wahrnehmen, daß sich ein ganz schmaler Plasmasaum rings um das ganze Tier zieht zwischen Cystenmembran und Chromidialsubstanz. Der Bau der Chromidialsubstanz ist nnverändert nnd wie anf Taf. XII Fig. 9a.

Anf diesem Stadium verweilen die Cysten lange Zeit; die beschriebenen Bilder gehören zu den hänfigsten.

Von den alten degenerierten Kernen sind meist noch drei oder vier vorhanden, welche sehr nahe beisammen liegen und vielerlei Einbnchtnngen nnd Ausläufer zeigen. Ihre Membran ist sehr dünn oder fehlt anch, so daß die Kerne sich wenig scharf von ihrer Umgebung abgrenzen. Ihre Binnenkörper dagegen waren häufig dentlich gefärbt. — In anderen Cysten jedoch fand ich nur zwei Kerne nnd diese enthielten nur sehr schwach gefärbte Binnenkörper. Andere Cysten schließlich wiesen nnr noch eiuen verschrumpften Kernrest auf. Anf einem Präparat war die Kernmembran deutlich eine Strecke weit aufgelöst. Der Kern lag mitten in der Chromidialsubstanz. Das Kerngerüst ging in das der Chromidialsnbstanz über und entsendete seine stark tingierten Binnenkörper in dieselbe. Ein zweiter Kernrest war bereits ganz chromatinleer.

Behandelt man solche Stadien ebenso wie die vorhergegangenen frisch mit Osmiumsäure, so kann man gelegentlich kleine Fettkügelchen nachweisen, jedoch nicht viele. Mit Jod sind durch ihre Blaufärbung kleinste Stärkekörperchen nachweisbar; dieselben lösen sich schnell in 50proz. Schwefelsäure. Sie sind nicht immer zu erkennen, und nur, wie es mir schien, in sehr jungen Cysten vorhanden. Sie dienen wohl auch als Reservenahrung und werden mehr oder weniger schnell resorbiert.

Nachdem die Plasmakugeln durch die junge Cyste verteilt sind, beginnt auch die Chromidialsubstanz sich zu verändern. Wir fanden der achromatischen Grundsubstanz ihrer Wabenwände viele kleinste Chromatinkörnchen (*chr*) mehr oder weniger dicht eingelagert (Taf. XII Fig. 9a). Diese Körnchen (*chr*) beginnen jetzt zusammenzufließen; besonders in den Knotenpunkten treten sie als größere Kügelchen deutlich hervor (Taf. XII Fig. 9b *chr*). In den Wänden selbst bilden sie feinere oder gröbere Fädchen, welche als einheitliche Gebilde erscheinen. Wenn die Verschmelzung der Körnchen fortschreitet, so wird das Bild unregelmäßiger (Taf. XII Fig. 9c *chr*). Die Kügelchen und Fädchen werden dicker. An anderen Stellen werden durch diesen Prozeß der achromatischen Grundsubstanz der Wabenwände die Chromatinkörner ganz entzogen. In Glycerin oder Wasser untersucht ist die achromatische Grundsubstanz der Wände als zusammenhängendes Gerüst deutlich. Das Chromatin (*chr*) liefert beim Zusammenfließen die mannigfaltigsten Bilder. In den Knotenpunkten der Waben sammelt sich besonders häufig eine Chromatinmenge an, um an den Wänden entlang mehr oder weniger dicke Ausläufer zu entsenden (Taf. XII Fig. 9d). Daß das Chromatin der Chromidialsubstanz zähflüssig zu denken ist, ging schon aus früheren Beobachtungen an der lebenden Chromidialsubstanz hervor, und die Bilder, welche sich beim Zusammenfließen des Chromatins ergeben, bestätigen dies wieder. Taf. XII Fig. 4 stellt eine Partie des Inhalts einer solchen Cyste dar; sie zeigt die Plasmakugeln (*pk*) unverändert; oft sind mehrere von ihnen zusammengeflossen.

Die Verschmelzung des Chromatins schreitet fort und man findet alle Übergangsstadien von dem im ganzen Wabenwerk der Chromidialsubstanz verteilten Chromatin vor, bis zu Zuständen, wo wir nur noch Balken und Klumpen mit und ohne Ausläufer der typisch gefärbten Substanz finden (Taf. XII Fig. 9a—f, Fig. 10a *chr*). Auch in solchen Stadien sind die großen Plasmakugeln noch unverändert vorhanden (Taf. XII Fig. 5). Außerdem findet man meist eine feinkörnige Plasmazone (*pl* am Rande und zwar merkwürdigerweise nur

an einer Seite. An besonders günstigen Präparaten fand ich, daß dieselbe von der Chromidialsubstanz durch eine sehr feine Membran (Taf. XII Fig. 5m) abgegrenzt ist. Die Chromidialsubstanz hat durch das Zusammenfließen ihrer chromatischen Bestandteile natürlich ihren Habitus ganz verändert. Das achromatische Gerüst ist noch als Wabenwandungen vorhanden. Auf Taf. XII Fig. 5 nimmt man an der Stelle, an der die Cystenmembran sich losgelöst hat, einen ganz dünnen Grenzsaum aus achromatischer Substanz wahr. Der plasmatische Belag fehlt an dieser Stelle. Die Kohlehydratkörnchen der Chromidialsubstanz haben ihre regelmäßige Anordnung beibehalten, in jedem Wabeninhalt ein Korn. An Kanadabalsampräparaten, an denen meist die achromatischen Wände nicht erkennbar sind, geht aus der regelmäßigen Anordnung der, wie stets, mit Gentianaviolett blau gefärbten Gebilde (*gk*) hervor, daß sich dieselben noch in ihrer ursprünglichen Lage befinden und nicht etwa in der Cyste regellos umherschwimmen.

Diese Stadien sind sehr häufig und lange andauernd. Wenn man sie findet, ohne viele andere Stadien untersucht zu haben, steht man dieser Menge von Körnern und Kugeln, die sich alle durch ihre chemische Natur und ihr Verhalten gegen Farbstoffe typisch voneinander unterscheiden, und welche zuerst regellos angeordnet zu sein scheinen, ratlos gegenüber.

An diese Stadien schließen sich weiterhin solche an, bei denen eine kontinnierliche, noch blasse plasmatische Grundsubstanz aufzutreten beginnt. Bei diesem Prozesse werden die großen Plasmakugeln kleiner und verschwinden schließlich ganz. Taf. XII Fig. 6 zeigt ein Übergangsstadium. Hier ist bereits spärlich plasmatische Grundsubstanz (*pl*) vorhanden. Plasmakugeln (*pk*) finden sich ebenfalls noch, aber weniger und kleiner als vorher. Im Grundplasma erkennt man die blauen Kohlehydratkörner (*gk*). Letztere werden kleiner und unregelmäßiger. Schließlich verschwinden sie gänzlich. Sie werden aufgelöst und haben wohl als Reservenahrung zu dienen. Sie sind von da an absolut nicht mehr nachweisbar. Allmählich wird das verbindende Grundplasma reichlicher und färbt sich stärker. Je mehr es sich ausbreitet, desto kleiner werden die Plasmakugeln. Sie fließen vermutlich zum Grundplasma zusammen. Man erkennt im Plasma noch undeutlich blasse Kugeln (Taf. XII Fig. 7), welche auf seine Entstehung hinweisen. Die Kohlehydratkörner sind jetzt vollständig aufgelöst. Auch von der achromatischen Grundsubstanz der Hüllen der Chromidialsubstanz ist nichts mehr nachweisbar; ob sie nicht mehr vorhanden, oder ob sie von dem sich ausbreitenden Plasma

verdeckt wird, ist schwer zu sagen. Jedenfalls ist das achromatische Gerüst eine dem Protoplasma so ähnliche Bildung, daß die beiden Substanzen nicht voneinander unterscheidbar sind.

Das Chromatin, dessen Zusammenfließen in der Chromidialsubstanz wir verfolgten, ist in unregelmäßigen Balken und Klumpen im Plasma verteilt (Taf. XII Fig. 7 u. 7a *chr*). Manchmal sind in ihm feine Vakuolen wahrzunehmen, meist erscheint es jedoch recht kompakt, stets mit Kernfarbstoffen (hier Safranin) sehr stark gefärbt.

Im Plasma kann man außer jenen Resten der Plasmakugeln keine feineren Strukturen sehen; doch erscheint es an manchen Stellen fein granuliert. Außerdem findet man im Plasma spärlich kleine Kügelchen und Körnchen (*chr*), die sich mit Safranin gefärbt haben. Es sind dies wohl zum Teil dieselben Gebilde, die vorher in den Plasmakugeln sich befanden. Da letztere aber mit Kernfarbstoffen sich ebenso wie das Chromatin der Chromidialsubstanz färben, so läßt sich nicht angeben, welches diejenigen sind, die aus den Plasmakugeln stammen; man kann diese Körnchen des Plasmas ebensogut für Partien des Chromidialsubstanzchromatins halten.

Am Rande der Cyste finden wir eine Plasmazone, in welche viele kleinste Körnchen (*gr*) eingelagert sind, welche sich violett färben und deren Herkunft ich nicht angeben kann. Eine Abgrenzung dieser Randpartie vom übrigen Plasma ist nicht vorhanden, vielmehr gehen beide ineinander über. Diese Körnchen verteilen sich später im Plasma. Wie Taf. XII Fig. 8 u. 8a zeigen, wird die Randpartie blässer und im Plasma findet man viele kleinste blasse violette Körnchen (*gr*), die offenbar aus dieser Randzone stammen. An Fig. 8 ist ferner zu sehen, daß das Plasma an einzelnen Stellen immer noch seine kugelige Beschaffenheit andeutungsweise erhalten hat. Man sieht dies auch an der Anordnung der blauen Körnchen.

Die Chromatinbrocken, welche aus der Chromidialsubstanz zusammengeflossen sind und recht kompakt erschienen, beginnen nun sich zu zerklüften und zu vakuolisierten unregelmäßigen Balken, Strängen und Kugeln zu werden (Taf. XII Fig. 8 u. 8a *chr*). Besonders häufig kugeln sich kleine vakuolisierte Partien des Chromatins ab. Zuerst sind sie ungleich groß, doch verschwinden allmählich die Größendifferenzen. In einzelnen solcher Kugeln (*kk*) kann man kleinere dunklere Inhaltskörnchen erkennen, die sich von der sie umgebenden Substanz deutlich abheben (Fig. 9f). Eine Membran umgibt die Kugeln noch nicht. Die kugeligen Gebilde, welche eine Struktur im Innern zeigen und wohl als neue Kerne anzusehen sind, sind alle untereinander fast gleich groß, etwa 4—6 μ im Durchmesser.

Von den alten Kernen haben sich bis jetzt häufig zwei oder drei noch erhalten. Sie sind ohne Membran, aber teilweise deutlich durch ihre oft noch recht stark gefärbten Binnenkörper (Taf. XII Fig. 8 *k*). Jetzt gehen aber auch diese Kerne, welche sich so lange erhalten haben, zugrunde. Es ist überhaupt erstaunlich, wie sich einige der alten Kerne so lange erhalten können, während die meisten der doch im ganzen recht gleichartig gebauten Kerne kurz vor oder bei Beginn der Encystierung zugrunde gingen. Worauf das lange Erhaltenbleiben einzelner Kerne beruht, nnd was für eine Funktion sie zu erfüllen haben, ist mir gänzlich unerklärlich. Ich habe auf dem eben geschilderten Stadium alle alten Kerne membranlos gefnnden, deren Binnenkörper sich noch ebenso stark färbten, wie das Chromatin aus der Chromidialsnbstanz, aber anch Schnitte beobachtet, auf denen die alten Kerne fast ohne Binnenkörper oder gar nicht mehr nachweisbar waren.

Die Anflockerung und Abkngelung des Chromatins, das, wie wir also wissen, aus der Chromidialsubstanz hervorgegangen ist, schreitet fort. Auf Taf. XII Fig. 10 sehen wir, daß in dem feinkörnigen und gleichmässig stark gefärbten Plasma (*pl*) noch runde Chromatinkugeln (*chr*) vorhanden sind, welche ca. 3—4 μ im Durchmesser groß sind. Außerdem aber sehen wir eine große Anzahl kleiner typischer Kerne (*kk*), deren Durchmesser gewöhnlich 5 μ beträgt. Größe und Ban dieser kleinen Kerne ist in derselben Cyste stets konstant. Die Kerne (*kk*) sind bläschenförmig (Fig. 10a), von einer dünnen Membran (*km*) umgeben und haben im Innern etwa 10—15 sehr kleine chromatische Binnenkörper (*bk*). Ein Kerngerüst konnte ich nicht erkennen. Diese Gebilde sind nach ihrem Bau nnd ihrem Chromatingehalt zu nrteilen ohne Zweifel Kerne. Es ist klar, daß die Kerne zu ihrem Aufbau das Chromatin aus der Chromidialsubstanz größtenteils aufgebraucht haben. Die alten Kerne sind jetzt nirgends mehr nachweisbar.

Wir konnten das Chromatin der Chromidialsnbstanz deutlich verfolgen, in seinen Umwandlungen von der Lage in der Chromidialsubstanz bis zur Auflösnng in kugelige Gebilde (Fig. 9a—f). Dagegen ist schwer verständlich, wo die große Masse des Chromatins der Chromidialsubstanz geblieben ist. Auf Taf. XII Fig. 8 (*chr*) sehen wir, welche große Mengen von Chromatin vorhanden sind; auf Taf. XII Fig. 10 ferner, daß viele neue kleine Kerne (*kk*) vorhanden sind, außerdem eine Anzahl ungleich großer Chromatinkugeln (*chr*). Auf Taf. XII Fig. 10a k^1 wandeln diese Kugeln sich in Kerne nm. Auf Taf. XII Fig. 11 erkennen wir, wie auch die letzten

Chromatinkugeln verschwunden sind, d. h. offenbar zum Aufbau der vielen kleinen Kerne verbraucht wurden. Im Verhältnis zu der großen Masse von Chromatin der früheren Stadien erscheinen nun die neuen Kerne sehr chromatinarm. Vielleicht ist aber Chromatin im Plasma fein verteilt; dasselbe färbt sich mit FLEMMING'scher Färbung stark rötlich und man erkennt oft feinste mit Safranin gefärbte Körnchen in demselben (Taf. XII Fig. 11 u. 11 a).

Das Plasma erscheint auf Fig. 11 an einer Stelle rein plasmatisch, d. h. seine feinen Granulationen haben sich mit Plasmafarbstoff rein tingiert. In dem ganzen übrigen Inhalt haben sich Granulationen mit dem hier verwendeten Safranin und Gentianaviolett mitgefärbt. Die Kerne (*kk*) sind im Plasma unregelmäßig verteilt und zeigen auf Fig. 11 a einen etwas veränderten Bau gegenüber Fig. 10 a. Sie haben auch eine dünne Membran, welcher hier von innen die verhältnismäßig größeren Binnenkörper anliegen. Außerdem sieht man im Kerninnern noch ein oder zwei, selten drei kleinere Binnenkörper. Der Durchmesser der Kerne beträgt hier etwa 8 μ.

Diese kleinen Kerne scheinen etwas variabel, denn man findet noch einen dritten Bautypus. Auf Fig. 12 u. 12 a sehen wir einen Teil der Binnenkörper der Kerne ganz peripher liegen und nach außen vorspringen, doch weiß ich nicht, ob sich diese Bilder nicht etwa auf Schrumpfungserscheinungen zurückführen lassen; der helle Hof, welcher jeden Kern umgibt, deutet eigentlich darauf hin. Da ich derartige Bilder häufig fand, wollte ich sie kurz erwähnen. Der Durchmesser der Kerne beträgt 6 μ. Das Plasma ist am Rande mit chromatischen Granulationen durchsetzt, in der Mitte mit plasmatischen.

Die geschilderten Stadien, welche die Umbildung des Chromatins der Chromidialsubstanz in die neuen kleinen Kerne zeigen, fand ich von Ende Januar ab bis Ende April, ebenso auch die Stadien, in welchen die kleinen Kerne fertig ausgebildet sind. Viele Cysten bleiben jedoch sehr lange auf dem Stadium der Fig. 7, 7 a, 8 und ebenso 9 f stehen, in welchem die Chromidialsubstanz in Balken und Klumpen im Plasma liegt, also kurz vor der Bildung der neuen Kerne.

Zweimal fand ich Ende April in frisch aus dem Walde geholtem Material und einmal am 5. Mai in einer meiner Kulturen Cysten, welche lebend untersucht, nach Abpräparieren der Schale, deutlich erkennen ließen, daß sie mit kleinen Cysten vollständig erfüllt waren.

Die nebenstehende Textfigur II zeigt eine solche Cyste, die von kleinen Cysten erfüllt ist. Ich überzeugte mich, daß die sie gemeinsam umschließende Cystenhülle unverletzt war und zerdrückte nun vorsichtig die Cyste in der Hoffnung, die Inhaltsgebilde der kleinen Cysten so lebend zu Gesicht zu bekommen. Leider glückte mir das aber nicht. Der Inhalt war wohl vorher abgestorben und ich fand nur wenig Plasmareste in demselben. An Schnitten sah ich dagegen öfters Gebilde, die sich mit diesen Sekundärcysten identifizieren lassen könnten. Beim Schneiden ist jedoch häufig die sie gemeinsam umgebende Cystenhülle eingerissen und die spröden kleinen Sekundärcysten sind teilweise herausgerissen, so daß ich keine Schnitte erhielt, in welchen die Cyste ebenso prall mit Sekundärcysten bei unverletzter Hülle gefüllt war, als bei den frisch untersuchten Cysten. Ich bin deshalb hier nicht imstande, den Einwand, es könne sich vielleicht um eingedrungene und encystierte Amöben handeln, genügend zu widerlegen. Ich glaube aber, auch nach Vorgängen an verwandten Tieren, daß sich jeder der kleinen Kerne, deren Bildung wir verfolgten, mit einer Plasmaportion umgibt und eine feine Cystenmembran ausscheidet, doch ist es mir bis jetzt nicht gelungen, diesen Vorgang selbst zu verfolgen.

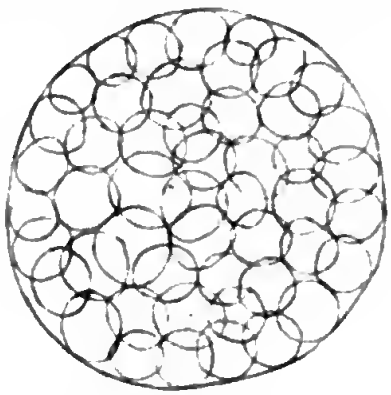


Fig. II.

Der Kern der Gebilde, welche ich auf meinen Schnitten als Sekundärcysten (Taf. XII Abb. 13) ansprechen möchte, ist bläschenförmig. Er zeigt eine dünne Membran (km). Der Durchmesser beträgt 4–6 μ. In demselben fand ich entweder einen großen Binnenkörper (*bk*), den man noch als aus mehreren kleinen zusammengeflossen erkennen konnte, oder einen größeren, oft eckigen und einen kleinen runden Binnenkörper (Taf. XII Fig. 13a, b, c, *bk*). Die Binnenkörper der kleinen Kerne hatten sich auch auf den früheren Stadien als variabel gezeigt; es ist also auch leicht möglich, daß sie hier eine Neigung zeigen, zusammenzufließen. — Das Plasma der kleinen Cysten ist fein granuliert und färbt sich nur mit dem Plasmafarbstoff.

Der von den früheren kleinen Kernen verschiedene Habitus dieser kleinen Kerne ließ den Gedanken in mir aufkommen, ich möchte vielleicht nicht die wirklichen Sekundärcysten der Difflugien.

sondern fremde Parasiten vor mir haben. Ich fand aber diese Gebilde in 10 Difflugiencysten. Gegen ihre parasitäre Natur spricht auch, daß sie nur in Cysten vom März, April und Mai vorkamen.

Leider ist es mir nie gelungen, Cysten zum Auskeimen zu bringen. Ich habe Kulturen zwei Winter und zwei Sommer hindurch gehalten. Die Tiere encystierten sich im Winter und blieben seitdem in diesem Zustand. Ich sorgte für gute Durchlüftung der Kulturen durch reichlichen Pflanzenwuchs, brachte die Cysten in anderes Wasser, oder ließ sie erst austrocknen und brachte sie dann wieder in Kulturwasser, jedoch ohne jeden Erfolg.

Im Freien findet man Anfang Mai noch Cysten, entweder im Stadium kurz vor der Bildung der kleinen Kerne oder schon mit kleinen Kernen. Ende Mai fand ich meist schon junge, vielkernige unencystierte Tiere mit wenig Chromidialsubstanz von dem Bau, wie ihn die Chromidialsubstanz nach meinen Befunden im Frühjahr stets zeigte. Außerdem fand ich vereinzelte Cysten, welche entweder kurz vor Bildung der kleinen Kerne standen, oder schon vielkernig waren. Anfang Juni dagegen fand ich im Freien keine Cysten mehr.

Ich beabsichtige, diese Studien fortzusetzen und hoffe, wenn ich imstande sein werde, die Cysten regelmäßig im Freien in ihren natürlichen Bedingungen zu beobachten, vielleicht zu günstigeren Resultaten zu gelangen. Für vorliegende Arbeit stand mir nur das Material aus meinen allerdings reichen Kulturen zur Verfügung, das ich aber nur selten mit frischem Material vergleichen konnte.

III. Allgemeines.

A. Die Chromidialsubstanz.

Wegen dieser Lücke in der Kenntnis des Lebenscyklus von *Difflugia urceolata* bin ich leider nicht imstande, die wichtige Frage nach der Herkunft der Chromidialsubstanz zu beantworten. Wenn es auch im Laufe meiner Untersuchungen mehrfach den Anschein hatte, als ob die Chromidialsubstanz während des vegetativen Lebens der Difflugien Chromatin aus den Kernen erhält, so kann ich diese Frage doch nicht entscheiden, solange ich nicht das erste Auftreten der Chromidialsubstanz selbst verfolgt habe.

Ich fand bei normalen Difflugien stets die Binnenkörper der Kerne ebenso stark gefärbt wie das Chromatin der Chromidialsubstanz, nicht schwächer, wie HERTWIG (1899) von den Primärkernen der Arcella

und auch von Difflugienkernen beschreibt. Hertwig sagt ferner (1902), daß alles Chromatin an Nukleolarsnbstanz gebunden sich in Form des Chromidialnetzes durch den größten Teil des Protoplasmas erstrecke. Jedoch ergaben die von mir angestellten Verdauungsversuche das Vorhandensein von Nukleinen sowohl im Chromidialgerüst als auch in den Kernen (s. S. 253). Ich kann mich also der Meinung von Hertwig (1902), „die Kerne der Monothalamien scheinen völlig chromatinfrei, ihre Nukleoli nur aus Nukleolarmasse gebildet zu sein", nicht anschließen. — Die auffallend schwache Färbbarkeit des Protoplasmas, welches nach Hertwig bei Süßwassermonothalamien ans achromatischer Substanz besteht, kann ich, wenigstens für unencystierte Tiere, vollständig bestätigen.

Ich vermag nicht zu sagen, wie Difflugia urceolata, die während des vegetativen Lebens stets vielkernig ist, diesen Zustand ausbildet. Kernteilungen wurden nie beobachtet; ebensowenig aber fand sich während des vegetativen Lebens Kernbildung aus der Chromidialsnbstanz. Jedenfalls dürfte aus meinen Beobachtungen wohl hervorgehen, daß die Vielkernigkeit nicht, wie mehrere Forscher vermuten, mit der Fortpflanzung in Verbindung steht. Vielmehr scheint eine Analogie dieser Kerne mit den Großkernen der Infusorien vorzuliegen. Man nimmt allgemein an, daß die Großkerne der Infusorien auf die gewöhnlichen Lebensprozesse der Infusorien ihren Einfluß ausüben. Dieselbe Rolle scheinen die während des vegetativen Lebens der Difflugien unverändert bleibenden vielen Kerne zu spielen. Die Großkerne der Infusorien zerfallen während der Konjugation oder gehen einfach zugrunde. Die sexuellen Kleinkerne kopulieren miteinander. Die vielen Kerne der Difflugien zeigen, wie wir sahen, ebenfalls stets deutliche Zerfalls- und Degenerationserscheinnngen, und zwar während und nach der Kopulation und Konjugation. Bei der Kopulation findet bei den Difflugien keine Karyogamie morphologisch iudividualisierter Kerne statt. Dieselbe Rolle wie die Karyogamie bei anderen Protozoen fällt hier wohl der vollständig verschmelzenden Chromidialsubstanz der beiden Individuen zu. Die Chromidialsubstanz und zwar deren chromatische Bestandteile, welche früher genauer beschrieben wurden, ließen sich demnach eventuell den Mikronuklei der Infusorien vergleichen. Die chromatischen Bestandteile der Chromidialsubstanz bilden in der aus der Kopula sich bildenden Cyste die Kerne für die neue Generation. Die Kopula wäre also auch hier für die Erhaltung der Art von größter Bedeutung.

Ein großes Bedenken gegen diesen sonst so einleuchtenden

Vergleich, den auch SCHAUDINN (1903) für die Bedeutung der Chromidialsubstanz heranzieht, liegt aber in der Tatsache, daß innerhalb der Chromidialsubstanz zuzeiten ein glykogenartiges Kohlehydrat gebildet wird, das während der Cysteneutwicklung der Tiere als Reservematerial aufgebraucht wird. In den Arbeiten R. HERTWIGS (1899, 1902), welcher die Beziehungen von Kern und Chromidialsubstanz bei den Süßwasserrhizopoden entdeckte, und in der Mitteilung von SCHAUDINN (1903) werden die Beziehungen von Kern und Chromidialsubstanz ausführlich beschrieben. Die Ausbildung von Kohlehydratkörnern innerhalb der Chromidialsubstanz, welche zeitweise, gegen Ende des vegetativen Lebens der Difflugien, d. h. vor Ausbildung der Cysten, stattfindet, scheint mir aber die Bedeutung der Chromidialsubstanz noch in ein anderes Licht zu setzen. Ich fand diese typischen Kohlehydratkörner stets im Herbst in der Chromidialsubstanz bei Difflugia urceolata, Difflugia lobostoma, Difflugia pyriformis und Lecquereusia spiralis (Taf. III. Fig. 15 und 15 a, *gk*). Bei diesen drei Formen fiel die Cystenbildung in den Herbst, die Ausbildung der Kohlehydratkörner also kurz vorher. Bei allen drei Difflugienarten fand ich während ihres sonstigen vegetativen Lebens die Chromidialsubstanz frei davon und einen Bau zeigend, wie ich ihn für Difflugia urceolata für Frühling und Sommer als charakteristisch beschrieb.

Einen dieser kohlehydratfreien Chromidialsubstanz sehr ähnlichen Bau fand ich stets bei uncncystierten Arcellen. Bei Arcella ist der Bau der Chromidialsubstanz dicht und sehr kompakt. Auch fand ich ebensolche junge zwei- und dreikernige Cysten, wie sie HERTWIG (1899) (Taf. XXXVII, Fig. 10 und 11) abbildet, und welche auch eine gewisse Ähnlichkeit mit jungen Difflugiencysten zeigen. Ich glaube übrigens auch, wie HERTWIG ursprünglich, daß es sich dort um jung encystierte Arcellen handelt. Plasma und Chromidialsubstanznetz durchdringen sich, wie auch HERTWIG beschreibt, vollständig. Dasselbe schildert auch SCHAUDINN (1903) bei der Encystierung von Centropyxis aculeata. Ich vermochte hier auch von der feineren Struktur der Chromidialsubstanz solcher Arcellacysten wenig zu erkennen. Jedoch fand ich auch andere Arcellacystenstadien, von denen ich allerdings noch nicht sicher weiß, ob sie mit den von HERTWIG beschriebenen in Zusammenhang stehen, oder ob es sich vielleicht um zwei verschiedene Arten von Cysten handelt. Doch glaube ich das erstere nach der Ähnlichkeit mit den bekannten Difflugiencysten. Bei diesen Arcellacysten (Taf. XII, Fig. 14) liegt die Chromidialsubstanz (*chrs*) zentral und in ihrer Mitte zwei offenbar

degenerierende Kerne (*k*); an der Oberfläche das recht dichte, stark färbbare, typische Cystenplasma (*pl*), das größtenteils zu Kugeln (*pk*) differenziert ist. Daß es Plasma ist, geht aus seinem Verhalten gegen Farbstoffe hervor. Es färbt sich ganz blau bei Doppelfärbungen von Blen-de-Lyon und Safranin, Orange mit dem Flemming'schen Dreifarbengemisch. Die Plasmakugeln färbt dagegen der Kernfarbstoff etwas diffns oder macht darin Inhaltsgebilde deutlich, wie in denen der Difflugien. Die Kugeln liegen hier noch an der Grenze von Plasma nnd Chromidialsubstanz. Dies Stadium erinnert lebhaft au solche von Difflugien, welche ich häufig fand nnd von denen ich eines auf Taf. XII, Fig. 1 darstellte. In solchen Arcellacysten kann man die Struktnr der Chromidialsubstanz erkennen (Taf. XII, Fig. 14a). Sie hat offenbar dieselben Veränderungen durchgemacht, wie die der Difflugien. Sie ist jetzt dentlich regelmäßig fein alveolär gebaut. Die Wände (*g*) der Waben färben sich stark mit Kernfarbstoffen. Vermutlich rührt dies, wie bei den Difflugien genauer gezeigt wurde, von kleinen Körnchen her, die sehr dicht in ein ungefärbt bleibendes Stroma eingelagert sind. Ich konnte die achromatische Grundsubstanz hier nirgend scharf unterscheiden, sie ist wohl aber sicher vorhanden, ebenso wie bei den Difflugien. In den Knotenpnnkten liegen überall deutlich größere Körnchen (*chr*), welche sich sehr stark mit Kernfarbstoffen tingieren lassen. Der Wabeninhalt (*gk*) zeigt nnn mit dem Flemming'schen Dreifarbengemisch eine deutliche schwache Blaufärbung. Das spricht, nach Analogie bei Difflugien, für Kohlehydratinhalt. Arcellacystenschnitte von diesem Stadium behandelte ich mit 1 proz. Kalilange und dann mit Jodjodkalium. Es trat eine leichte Bräunung des Wabeninhaltes ein, welche mir aber nicht ganz so deutlich schien, wie die des kohlehydrathaltigen Chromidialsubstanzwabeninhalts der Difflugien. Eine typische Bränung war aber da. Das spricht für das Vorhandensein von Kohlehydrat auch in der Chromidialsubstanz jnnger Arcellencysten. So individualisierte Körner wie bei den Difflugien konnte ich jedoch nicht dentlich machen. Die Kleinheit der Waben wirkt bei Arcella erschwerend. Auch füllt vermutlich bei Arcella das Kohlehydrat fast den ganzen Wabeninhalt aus. Offenbar ist ein Hof, welcher die Verhältnisse bei Difflugien so deutlich machte, zwischen Wabenwand und Kohlehydrat nur minimal oder gar nicht vorhanden. — Bei anderen Arcellacysten fand ich dann später Auflösnng der alten Kerne und verschiedene Verhältnisse, auf welche ich, wenn ich noch mehr Material habe, später zurückzukommen hoffe.

Jedenfalls sehen wir, daß die Chromidialsubstanz Aufgaben im

Tierkörper zu erfüllen scheint, welche durch ihre Mannigfaltigkeit in Erstaunen setzen und für welche ich bei Tieren und Pflanzen vergeblich nach einer Analogie suchte. Es gibt keine Kerne, welche Kohlehydrate enthalten. Zwar ist ja die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß gelöste Stoffe von außen her in die Chromidialsubstanz eintreten, um dort die Kohlehydratkörner zu bilden. Jedenfalls aber spricht das Vorhandensein von Kohlehydratkörnern gegen die Kernnatur der Chromidialsubstanz. Durch die Fähigkeit der Kohlehydratbildung in ihrem Innern erinnert die Chromidialsubstanz etwas an die Chromatophoren der Pflanzen und vielleicht insbesondere an deren Pyrenoide. Den Pyrenoiden jedoch mangelt natürlich vollständig der Charakter, wegen welchem ich die Chromidialsubstanz mit dem Mikronuklei verglich. Für die Chromidialsubstanz ist das Vorhandensein von Chromatin charakteristisch. Für die Pyrenoide dagegen glaubt ZACHARIAS (1885) nachweisen zu können, daß sie in der Hauptmasse aus echten Eiweißstoffen bestehen und ganz frei von Nukleinen sind. Sie sollen von künstlichem Magensaft in 24 Stunden verdaut werden. Die Chromatophoren sind Gebilde, welche immer wieder nur aus ihresgleichen durch Teilung gebildet werden. Die Pyrenoide sollen entweder durch Teilung oder durch Neubildung innerhalb der Chromatophoren entstehen. Einem Pyrenoid liegen außen viele Stärkekörner wie eine Hülle auf. Wir finden also viele durchgreifende Unterschiede zwischen den Pyrenoiden und der Chromidialsubstanz mit ihren Kohlehydratkörnern.

Ich möchte ferner noch auf die Ähnlichkeit der Chromidialsubstanz in ihrem kohlehydratlosen Zustand mit dem Zentralkörper der Cyanophyceen und Bakterien hinweisen. Hier wie dort sind es keine morphologisch abgegrenzten, mit Membran versehenen Kerne, sondern nur erst Chromatinkörnchen, die einer wabigen Grundsubstanz eingelagert sind und Kernfunktionen auszuüben scheinen. Vermutlich stehen diese beiden Ausbildungsstufen des Kernes in phylogenetisch naher Beziehung zueinander.

Die Chromidialsubstanz der Süßwassertestaceen wurde in früheren Arbeiten schon beschrieben. So bildet VERWORN (1890) typische Chromidialsubstanz von Difflugia lobostoma ab, und beschreibt unzweifelhaft kohlehydrathaltige Chromidialsubstanz der einkernigen Difflugia lobostoma im Dezember: „Der eigentümlichste Teil des Körpers ist der im Grunde der Schale gelegene. Hier findet man eine Masse von sehr feinen, ganz eng aneinander gelagerten, hell olivenfarbigen Körnchen, in deren Mitte der in der Einzahl vorhandene Zellkern liegt. Die Körnchen sind so dicht gedrängt, daß kaum

die protoplasmatische Grundsubstanz zu erkennen ist." Er gibt an, daß keine Einwirkungen von Säuren oder Kalilauge auf die Körnchen bemerkt wurde. Offenbar löste sich wohl die Gerüstsubstanz, wie ich die Wabenwände, welche die Kohlehydratkörner umgeben, nannte; die Kohlehydratkörner dagegen blieben, wie auch die von mir untersuchten, unverändert. — Er beobachtete ferner, daß sich die Körnchen mit Jodlösungen intensiv dunkelbraun färben, während das Plasma gelb gefärbt wurde; also eine typische Reaktion auf Kohlehydrat. „Mit Karminfarben wurde die Körnermasse sehr stark gefärbt." Hätte Verworn versucht, die Körnchen zu färben, welche er vorher mit Kalilauge behandelt hatte, so hätte er wohl sicher gefunden, daß die Fähigkeit, sich mit Karminfarbstoffen zu färben, verschwunden war. Dieselbe kommt nur, wie wir sahen, der chromatinreichen Hülle der einzelnen Kügelchen zu. Wir sehen also hier das gleiche Verhalten mit der früher beschriebenen kohlehydrathaltigen Chromidialsubstanz von Difflugia urceolata. Es ist nur seltsam, daß Verworn im weiteren Verlauf keine Encystierungsvorgänge beobachtete.

Verworn sagt von den Körnchen, daß er über ihre chemische Natur nichts aussagen kann. Er hält die Körnchen im Fundus der Schale von Difflugia lobostoma für analog mit größeren, weiter vorn im Weichkörper gelegenen, ganz ähnlichen, äußerst feinen olivenfarbigen, stark lichtbrechenden Körnern, die sich im Endoplasma von Difflugia urceolata finden und die nach seiner Meinung beim Schalenbau als Kittsubstanz für die Sandkörner dienen. Er hält die Körnchen in der Kernnähe für Jugendstadien dieser weiter vorn liegenden Körner. Ich fand vorn im Weichkörper von Difflugia urceolata dieselben angeblichen Körner. Ich fand die gleichen in der Schale wieder und bezeichnete sie auch während ihrer Lage im Weichkörper als Schalenplättchen. Wir haben die chemischen und physikalischen Unterschiede zwischen diesen Schalenplättchen in der vorderen Zone des Weichkörpers und den mehr im Fundus der Schale gelegenen Kohlehydratkörnern der Chromidialsubstanz kennen gelernt. Die Körnchen in der Kernnähe dagegen, von denen Verworn annimmt, „daß sie unter dem Einfluß des Zellkerns gebildet, eventuell von ihm selbst direkt produziert werden", sahen wir innerhalb der Chromidialsubstanzkugeln sich bilden. Sie sind im polarisierten Licht doppeltbrechend und in Speichel löslich. Die anderen größeren, unregelmäßigeren Körner und Plättchen, welche im vorderen Teile des Weichkörpers liegen, sind einfach brechend, in Speichel wie in Mineralsäuren unlöslich. Man findet sie häufig in der Schale wieder;

sie lösen sich in Flußsäure. Sie sind wohl vom Tier selbst ausgeschiedene amorphe Kieselsäure. Keinesfalls also stehen sie im Zusammenhang mit den von mir als Chromidialsubstanzinhaltsgebilde beschriebenen Körnchen in der Kernnähe, wie Verworn dies annimmt.

Rhumbler faßt die stark färbbare Masse verschiedener Difflugien, welche um den Kern herumliegt, als Plasmaschicht auf; er nennt sie perinukleäre Zone und bildet sie vielfach ab (1895, 1898). Sie hat dort die Beschaffenheit wie etwa die Chromidialsubstanz bei Arcella und die der kohlehydratlosen Chromidialsubstanz der Difflugia urceolata. Mir fällt besonders eine Schilderung (1895) auf. Es handelt sich um die hintere Körperzone von Cyphoderia margaritacea, von der Rhumbler sagt: „Sie unterscheidet sich vom Plasma der ersten Zone dadurch, daß man ein regelmäßiges Wabenwerk zu erkennen glaubt, dessen Waheninhaltsmassen hier und da einen eigentümlichen Glanz verraten." Diese Schilderung erinnert lebhaft an die kohlehydrathaltige Chromidialsubstanz, wie wir sie bei Difflugien finden. Eine weitere Beobachtung (Rhumbler 1895) scheint mir für Bildung und Funktion der Chromidialsubstanz von großer Wichtigkeit zu sein: Es handelt sich um Konjugationsexemplare von Cyphoderia margaritacea: „Es finden sich an verschiedenen Stellen des Körpers kleine rot gefärbte Gebilde von unbestimmter Gestalt und Größe, welche ihrer Farbenintensität nach etwa den Binnenkörpern innerhalb des Kerns entsprechen." Und weiter: „Sie machen den Eindruck von weichen, zähflüssigen Substanzquantitäten, die sich vielleicht in den Kanten der Protoplasmawaben mehr oder weniger zu kleinen Kugeln kontrahiert haben, oder aber auch in mehreren aneinander stoßenden Waben verbreitet haben, so daß parallele oder gerade Reihen durch sie formiert worden sind, welche voraussichtlich den zusammenhängenden Wabenreihen des Protoplasmas entsprechen. Man könnte diese fraglichen Gebilde für ausgestoßene Chromatin- oder Binnenkörpermasse halten und in einem Austausch dieser Massen die Bedeutung des Konjugationsaktes suchen zu müssen glauben." Ich glaube, daß Rhumbler hier Chromidialsubstanz schildert, und daß seine Mutmaßung die rechte ist.

Während und nach der Konjugation der Difflugien trat die Auflösung der Kerne regelmäßig ein. Vermutlich tritt ihre Chromatinmenge zu der der Chromidialsubstanz. Die Chromidialsubstanzen verschmelzen und vermischen so ebenso ihr Chromatin, wie dies sonst bei der Karyogamie von Kernen geschieht. In dieser Verschmelzung des Chromatins der Chromidialsubstanz bei Konjugation und Kopulation liegt wohl die Hauptbedeutung dieser Vorgänge.

B. Die Konjugation.

Die drei verbundenen Tiere, welche ich in Taf. XI Fig. 1 zeigte, halte ich für einen Konjugationsakt. Auch dort fanden wir Chromidialsubstanz im Austausch zwischen den drei Tieren begriffen, die Kerne teilweise in Auflösung. Vermutlich geht hier nur ein Austausch von Chromatin, ähnlich wie bei dem von Rhumbler beschriebenen Konjugationsexemplar von Cyphoderia vor sich. Kopulation scheint mir nicht vorzuliegen. Der Vergleich mit den echten Kopulationsexemplaren spricht dagegen.

Bei der Beurteilung dieser drei konjugierenden Difflugien drängt sich mir der Vergleich mit den drei und zwei miteinander konjugierenden Arcellen auf, welche Bütschli (1875) beschrieb, und nach deren Auseinandertreten er das Auftreten amöbenartiger Fortpflanzungskörper in zwei derselben beobachtete. Das ganze Plasma des Mutterkörpers war bei der Bildung der amöbenartigen Fortpflanzungskörper aufgebraucht.

Ganz ähnliche Verhältnisse hat auch Jaworowsky beobachtet und in einer kleinen Abhandlung veröffentlicht, welche polnisch geschrieben und daher recht unbekannt geblieben zu sein scheint. Jaworowsky beobachtete viele einkernige Difflugia globulosa, welche sich mit den Schalenöffnungen aneinander legten. Zwischen den Paarlingen fand eine lebhafte Strömung statt. Was für Substanzen die beiden Tiere austauschten, konnte Jaworowsky, der undurchsichtigen Schale wegen, nicht beobachten. Auf Präparaten machte es ihm den Eindruck, als wäre der ganze Weichkörper in lebhafter Umwälzung begriffen. Nach der Konjugation, wie man diesen Vorgang wohl bezeichnen muß, geben die Tiere auseinander. Die Schalen beider sind gefüllt und weisen viele kleine Kerne auf. Wie die stets nach der Konjugation auftretende Vielkernigkeit aber zustande kommt, weiß Jaworowsky nicht. Der eine große Kern ist nicht mehr vorhanden. Er zeigte während des ersten Auftretens der kleinen Kerne Degenerationserscheinungen. Die kleinen, bläschenförmigen Kerne, deren Zahl schwankt, sind in den Weichkörpern beider Schalen verstreut. Sie umgeben sich nun jeder mit einer Portion Plasma und die so gebildeten Plasmaportionen trennen sich schließlich voneinander und schwärmen aus. Das Schicksal der Schwärmer ist unbekannt. Auf den Abbildungen kann man die Prozesse deutlich verfolgen. Besonders Taf. XI B Fig. 2 ist interessant. Sie stellt das Stadium dar, in welchem der große Kern blasser geworden und offenbar degeneriert ist und die kleinen Kerne aufzutreten beginnen.

Auch BLANC (1892) bildet Taf. XI Fig. 16 ein Stadium von Difflugia globulosa ab, das den von JAWOROWSKY beschriebenen entspricht. Der Weichkörper der gewöhnlich einkernigen Form enthält viele Kerne; neun derselben haben sich mit Plasma umgeben und sind amöbenähnliche Gebilde. Die übrige Plasmamenge des Tieres enthält neun weitere Kerne. Die Abschnürung in kleine Plasmaportionen sollte offenbar noch erfolgen.

Eine Beobachtung, welche man auf die Chromidialsubstanz beziehen könnte, findet sich weder bei JAWOROWSKY noch bei BLANC.

Von dem Vorhandensein von Chromidialsubstanz bei unveränderten Difflugia globulosa und lobostoma habe ich mich auf Präparaten häufig überzeugt. Auch hatte ich Gelegenheit, auf einem Präparate von Difflugia lobostoma, das ich der Güte des Herrn Prof. RHUMBLER verdanke, zu sehen, daß der ganze Weichkörper des Tieres in viele amöbenähnliche Teilstücke zerfallen war. Jedes Teilstück hat einen kleinen Kern. Chromidialsubstanz war nicht zu entdecken, obgleich die unveränderten Difflugia lobostoma dieselbe deutlich aufweisen.

HERTWIG bildet (1899) Taf. XXVIII Fig. 4a eine Difflugia globulosa ab. Dieselbe zeigt ein deutliches Chromidialnetz. Dasselbe liegt dem Kern des Tieres dicht an. Außerdem sehen wir an dem Kern der Difflugia globulosa fünf kleine Körper, welche der Kernmembran außen anliegen und die den Habitus der im Kern befindlichen Binnenkörper zeigen. Es macht ganz den Eindruck, als ob es sich hier um ausgestoßenes Chromatin des Kernes handele. Im Texte wird diese Erscheinung nicht erwähnt. Steht das Austreten von Binnenkörpern dort auch mit Konjugation in irgendwelcher Beziehung?

Wir sahen in normalen Difflugia globulosa und lobostoma je einen großen Kern und Chromidialsubstanz. JAWOROWSKY beobachtete nach der Konjugation den Zerfall des großen Kernes. JAWOROWSKY und BLANC bilden die amöbenähnlichen Stadien ab, und ich konnte mich auf dem Präparat von Difflugia lobostoma überzeugen, daß auch dort die kleinen amöbenähnlichen Fortpflanzungskörper kleine Kerne, aber keine Chromidialsubstanz mehr enthielten. Nach diesen verschiedenen Schilderungen glaube ich nun, daß die Bildung der kleinen Kerne der amöbenähnlichen Fortpflanzungskörper so zustande kommt, wie HERTWIG dies für die Sekundärkerne von Arcella beschreibt, daß also die Chromidialsubstanz zur Bildung der kleinen Kerne aufgebraucht wird. Nach diesen Vorgängen an anderen Formen scheint es mir nun wahrscheinlich, daß die Konjugation von Difflugia ähnliche Vorgänge einleiten sollte. Besonders die Kernauflösungen und

die Verteiluug der Chromidialsubstanz (Taf. XI Fig. 1 a—e) in viele kleine Brocken, welche sich im Stadium der Frühlingstiere befindet, d. h. sie ist kompakt und sehr chromatinreich, ohne Kohlehydratinhalt, sind ins Ange fallend. Eine Erklärung dafür scheint mir vorhanden, wenn später eine ebensolche Bildung von Sekundärkernen aus der stark zerklüfteten Chromidialsubstanz erfolgt wäre, wie Hertwig dies für Arcella beschreibt. Auch würde durch die Schwärmerbildung und das Auswandern des Weichkörpers als kleine, amöbenähnliche Gebilde zu begreifen sein, woher in ganz lebensfähigen Kulturen stets die vielen leeren Schalen kommen. Doch scheint diese Vermehrungsart verhältnismäßig selten aufzutreten.

C. Die Kopulation.

Den Verlauf der Kopulation konnte ich im Herbst bei Difflugia urceolata besser an lebenden Tieren und an Präparaten verfolgen. Die zwei Tiere flossen zusammen; die Kopula kroch noch einige Zeit umher und bildete unter Degeneration ihrer Kerne eine Cyste. Die Hauptbedeutung bei der Kopulation scheint auch hier in der Verschmelzung der Chromidialsubstanz beider Tiere zu suchen zu sein, da aus derselben im weiteren Verlauf der Cystenentwicklung die Kerne für die neue Generation gebildet werden.

Blochmann beschreibt einen ganz ähnlichen Kopulationsvorgang von Euglypha alveolata. Zwei Tiere flossen zusammen, indem allerdings zum Unterschiede von Difflugia urceolata ihre gemeinsame Sarkode ein drittes aufbante. Dieses aus der Kopula hervorgegangene Tier kroch noch 4 Tage umher und encystierte sich dann. Diese Tatsache der Encystierung nach Kopulation scheint mir von großer Wichtigkeit. Sie stimmt mit meinen häufigen Befunden an Difflugia urceolata überein. Leider ist nichts über das weitere Schicksal der Englyphacyste bekannt.

Auch Schaudinn fand Kopulation bei Centropyxis mit nachfolgender Cystenbildung. Doch findet dort nicht einfache Isogamie statt, sondern die Gameten sind zu Mikro- und Makrogameten differenziert. Er beobachtete auch, wie aus der Cyste eine kleine Amöbe kroch, welche schließlich wieder zur typischen Centropyxis wurde.

Jickeli (1884) beschrieb eine Kopulation von Difflugia globulosa. Da Jickeli aber nicht das Zusammentreten der beiden gleich großen Tiere beobachtete, und das eine Tier eine hellere, also jüngere Schale besaß, als das andere, so ist es nicht ausgeschlossen, daß hier ein Teilungsprozess und keine Kopulation vorliegt. Blochmann

nimmt letzteres auch als das Wahrscheinlichere an. Über das Schicksal der von Jickeli beschriebenen Kopula wurde nichts bekannt.

Ich konnte vor oder bei den Kopulationsvorgängen von Difflugia urceolata nirgends ausgestoßene Bestandteile finden, welche man ev. mit Richtungskörperchen vergleichen könnte. Die Kopulation erfolgt seltener als im Herbst im Laufe des Sommers, sie geht dort wohl wahrscheinlich Teilungsvorgängen voraus. Die Kulturen vermehren sich zeitweise massenhaft und die Schalen vieler Tiere trugen Zeichen, daß sie erst kurz gebildet worden sind.

Die Teilungen müssen sehr rasch ablaufen und gehen vermutlich nachts vor sich. Ich selbst habe keine Teilungen beobachtet und muß hierüber auf die Angaben von Verworn (1888) verweisen.

D. Die Plastogamie.

Die häufig in der Literatur als Konjugationsexemplare bezeichneten Difflugienpaare scheinen mir meist nur plastogamisch verbundene Paare zu sein. Schon Leclerc, welcher die Difflugien entdeckte, hat 1815 solche Zustände beobachtet und sie für Begattungserscheinungen gehalten. Plastogamien (Taf. X Fig. 12) treten sehr häufig und zu allen Jahreszeiten auf, viel häufiger als Konjugation und Kopulation. Was für Wirkungen sie auf die Tiere haben, weiß ich nicht. Daß sie aber Wirkungen haben und zwar auf das vegetative Leben der Tiere sogar recht bedeutsame, läßt sich wohl aus ihrem sehr häufigen Auftreten mit Sicherheit schließen. Mit der Fortpflanzung steht die Plastogamie sicher in keiner Beziehung.

Keinesfalls aber sind, weder bei Kopulation noch bei Konjugation der Difflugien, irgendwie geformte Mikronuclei vorhanden, wie Verworn (1890) dies von Difflugia lobostoma beschreibt und abbildet (Fig. 7—10). Es muß sich dort um einen Nahrungskörper gehandelt haben, welcher bei der typischen Plastogamie und nicht Konjugation, als welchen Verworn den von ihm abgebildeten Vorgang auffaßt, zufällig in die Nähe des Kernes zu liegen gekommen war.

E. Die Plasmakugeln.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß den regelmäßig auftretenden Plasmakugeln irgend eine besondere Bedeutung in der Entwicklung der Cysten von Difflugia zukommen muß. Dieselben sind übrigens nicht nur für Difflugiencysten charakteristisch, ich fand fast ebensolche in Arcellacysten, und Scheel (1899) beschreibt ähnliche Gebilde auch aus den Cysten von Amoeba protens

(s. seine Fig. 7 Taf. 51). Er schildert sie dort als „im Plasma deutlich konturierte, stark lichtbrechende größere Gebilde. Sie haben opakes Aussehen oder schwach graugrüne Farbe und erinnern bezüglich ihrer Färbbarkeit und ihres Aussehens an die sogenannten Eiweißkugeln der freien Amöben. Ihre Gestalt ist variabel, länglich-eiförmig bis kugelrund." Nachdem er durch mikrochemische Versuche festgestellt hatte, daß es eiweißartige Gebilde sind, fährt er fort: „Man hat sie wohl als eine Art aktiven Eiweißes aufzufassen, als Produkte des Stoffwechsels, die in dem Plasma der Cyste, morphologische Form annehmend, aufgespeichert werden, um später als Reservestoffe Verwendung zu finden. Tatsächlich sind sie bei sporulierenden Cysten nicht mehr nachweisbar, also wohl aufgebraucht worden. Manche dieser Gebilde enthalten verschieden große Einschlüsse, die mannigfaltige Gestalt haben und kugelig-rundlich, eckig, stäbchen-, halbmond- oder hufeisenförmig sein können. Sie lassen sich mit Eisenhämatoxylin sehr intensiv färben." Soweit Scheel. Diese Beschreibung trifft fast vollständig auch auf die Plasmakugeln von Difflugia urceolata und von Arcella zu.

Was Scheel unter den sogenannten Eiweißkugeln in freien Amöben versteht, ist mir nicht klar. Leider fehlt in seiner Arbeit jede genauere Angabe über die unencystierte Amoeba proteus, welche er untersuchte; nur die Cysten sind beschrieben. In unencystierten Amöben sind jedoch meines Wissens keine solchen freien Eiweißkugeln bekannt. Scheel beschreibt übrigens an einer anderen Stelle, daß die Kugeln bei der Encystierung der Amöbe nicht vorhanden, sondern erst später in den Cysten selbst auftreten, — also dasselbe Verhalten wie ich es in Difflugiencysten beobachtete. Ich halte es für wahrscheinlich, daß sie nicht nur in den Cysten von Arcella, Difflugia und Amoeba proteus, sondern auch denen anderer Süßwasserrhizopoden auftreten. Vermutlich kommt ihnen eine prinzipielle Bedeutung zu.

Auch Scheel bringt die Kugeln trotz der offenbar chromatischen Einschlüsse nicht in Beziehung zu Kernen. Wir sahen auch in der Difflugiencyste (Taf. XII Fig. 1 u. 2), daß sie sich aus dem Plasma bilden und daß die Chromidialsubstanz während ihrer Entstehung unverändert blieb.

Über die Bedeutung dieser Kugeln bin auch ich mir nicht klar. Daß sie als sogenanntes „aktives Eiweiß" (im Scheel'schen Sinne), als Reservestoffe, dienen, will mir nicht einleuchten. auch sind in den Difflugiencysten anderweitige Reservestoffe, besonders die Kohlehydratkörner aus der Chromidialsubstanz, vorhanden, welche auf-

gebraucht werden. Die Plasmakugeln werden nicht aufgebraucht, sondern breiten sich offenbar wieder zu Plasma aus.

Ergebnisse.

1. Der Bau der Chromidialsubstanz bringt neue Beiträge zur Wabentheorie. Ihr färberisches Verhalten zeigt ihre Beziehung zu den Kernen, indem die Körnchen der Chromidialsubstanz sich ebenso verhalten wie die Kernbinnenkörper. Im Gegensatz zu den bisher bekannten Tatsachen stellte sich heraus, daß die Chromidialsubstanz befähigt ist, in ihrem Innern Körner eines Kohlehydrates zu bilden.

2. Im vegetativen Leben der Difflugien treten dreierlei Verschmelzungserscheinungen auf: die Plastogamie, die Konjugation und die Kopulation. Die Plastogamie hat auf die Fortpflanzung keinen Einfluß. Nach der Kopulation erfolgt Encystierung und scheint also die Kopulation hier ebenso wie in anderen Protozoenklassen wichtig für die Erhaltung der Art zu sein.

3. Nach erfolgter Kopulation, ehe die Encystierung beginnt, tritt aus den meisten Kernen Chromatin aus. Zuletzt sind nur noch zwei oder drei Kerne übrig, die anderen sind vollständig aufgelöst.

4. Die Cysten sind weder Schutz- noch Verdauungscysten, wie solche von Süßwassermonothalamien bekannt sind, sondern spielen im Entwicklungscyklus der Difflugien eine ähnliche Rolle, wie die aus Verschmelzung zweier Individuen hervorgegangenen Fortpflanzungscysten anderer Protozoenklassen. Sie treten regelmäßig im Spätherbst auf.

5. Das Plasma der Cysten bildet chromatinreiche Plasmakugeln, welche sich gegen Ende der Encystierungsperiode wieder zu homogenem Plasma ausbreiten. Die übrig gebliebenen Kerne, welche aus den unencystierten Difflugien stammen, zerfallen. Die Kohlehydratkörner der Chromidialsubstanz werden als Reservenahrung aufgebraucht. Aus den chromatischen Bestandteilen der Chromidialsubstanz werden die Kerne für die neue Generation gebildet.

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. O. BÜTSCHLI für seine ständige Hilfe und die gütige Unterstützung bei der Abfassung dieser Arbeit meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Auch Herr Prof. A. SCHUBERG hat mich durch wertvolle Ratschläge besonders verpflichtet.

Heidelberg, März 1904.

Literaturverzeichnis.

1892. Blanc, H.: Les Difflugies de la Fauue profonde dn Lac Léman. Recueil inaugural de l'Université Lausanne.

1887. Blochmann, F.: Zur Kenntnis der Fortpflanznng von Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. 13.

1875. Bütschli, O.: Zur Kenntnis der Fortpflanzung bei Arcella vnlgaris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI p. 459—467.

1885. —: Bemerkungen über einen dem Glykogeu verwandten Körper in den Gregarinen. Zeitschr. f. Biol. Bd. 21.

1896. —: Weitere Austührungen über den Bau der Cyanophyceen uud Bakterien.

1903. —: Untersuchnngen über Amylose und amyloseartige Körper. Verh. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg Bd. VII Heft 3.

1898. Hertwig, R.: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerinm Eichhorni. Abh. d. Bayr. Akad. Wiss. Math.-phys. Kl. Bd. 19.

1899. —: Über Encystiernng und Keruvermehrung bei Arcella vnlg. Festschrift für C. v. Kupffer.

1902. —: Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. I.

1901. Jaworowsky, A.: Przyzynek do znaiamosei Roznmazamia Roznozek slodkomodnych. Lwow. Nakladem Redakryi. Kosmosn. (Beitrag zur Vermehrungsweise der Süßwasserrhizopoden.)

1884. Jickeli, F.: Über Kopulation von Difflugia globulosa. Zool. Anz. No. 174.

1815. Leclerc, M.: Über die Difflugia, neue Sippe von ungestaltigen Polypen. Isis 1817.

1891. Rhumblea, L.: Beiträge znr Kenntnis der Rhizopoden I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 52.

1895. —: Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden III, IV, V. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61.

1898. —: Zellleib, Schalen- nnd Kernverschmelznngen bei Rhizopoden. Biol. Zentralhl. Bd. 18.

1899. Schaudinn, F.: Untersnchnngen über den Generationswechsel von Trichosphaerinm Sieholdi Schn. Abh. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin.

1903. —: Untersuchnngen über die Fortpflanznng einiger Rhizopoden. Arbeiten aus dem kaiserl. Gesnndheitsamte Bd. 19 Heft 3.

1899. Scheel, C.: Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Festschrift für C. v. Kupffer.

1888. Verworn, M.: Biologische Protistenstudien I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 52.

1890. —: Biologische Protistenstudien II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61.

1885. Zacharias, E.: Über den Nucleolus. Botan. Zeitung No. 17.

1896. Zettnow: Bilder von Spirillum nndula minus bei freiwilligem Absterben. Zentralhl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infektionskrankh. Bd. 29.

1897. —: Über den Ban der großen Spirillen. Zeitschr. f. Hygiene u. Infektionskrankheiten Bd. 24.

Tafelerklärung.

(Tafel X—XII.)

Die Figuren wurden mit einem ZEISS'schen Mikroskop und dem ABBÉ'schen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe entworfen.

SJ SEIBERT'sche apochrom. homog. Immersion 2 mm. A, D, F die achromatischen ZEISS'schen Objektive.

CO ZEISS' Kompensationsokular.

HO HUYGEN'sches Okular.

Die Schale wurde auf den Zeichnungen meist fortgelassen.

Die Zeichnungen wurden, wo nichts anderes bemerkt ist, nach Präparaten von Diffingia urceolata angefertigt, welche in Paraffin geschnitten und in Kanadabalsam eingeschlossen worden waren.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

alv Alveolarsaum.
bk Binnenkörper.
chr Chromatin.
chrs Chromidialsubstanz.
f Fäden der kernspindelähnlichen Gebilde.
fh Struktur in den Höfen der Chromidialsubstanz.
g Gerüst der Chromidialsubstanzhüllen, Zwischensubstanz.
gk Kohlehydratkorn der Chromidialzubstanz.
gr Granula des Plasmas.
h Hof zwischen Kohlehydratkorn und Wandung der Chromidialsubstanz.
k Kern; *kk* neue Kerne.
kg Kerngerüst.
km Kernmembran.
m Membran.
n Nahrungskörper.
nv Nahrungsvakuole.
pi Inhaltsgebilde der Plasmakugeln.
pk Plasmakugeln.
pl Plasma.
s Schale.
sp Schalenplättchen.
v Vakuole.
w Cystenwand.

Tafel X.

Fig. 1. Difflugia (Mai). Chromosmiumessigsäure. Safranin/Blen-de-Lyon. D. HO_2 (220). Tier vom Frühling. Chromidialsubstanz sehr stark färbbar.

Fig. 1a. Chromidialsubstanz desselben Tieres stärker vergrößert. SJ, CO_{18} (1500). Bau der Chromidialsubstanz im Frühling; kompakt, von unregelmäßigen Vakuolen durchsetzt. Vakuoleninhalt ungefärbt.

Fig. 2. Chromidialsubstanz (Juli). Sublimat/Alkohol. Safranin/Blen-de-Lyon. SJ, CO_{12} (1500). Zeigt fortgeschrittene Vakuolisation der Chromidialsubstanz; Vakuolen größer und regelmäßiger; Vakuoleninhalt ungefärbt.

Fig. 3a u. b. Chromidialsubstanz (Ende Oktober). Chromosmiumessigsäure. Safranin/Blen-de-Lyon. SJ, CO_{12} (1500). Noch weiter fortgeschrittene Vaknolisation der Chromidialsubstanz. Der Inhalt der Vakuolen hat sich diffus mitgefärbt. Das Chromatin ist auf eine geringe Zwischensubstanz zwischen den Vakuolen reduziert.

Fig. 3c. Dasselbe Präparat, dasselbe Tier wie 3a, mit Safranin, Gentianaviolett, Orange (Flemming) nachgefärbt. SJ, CO_{12} (1500). Im Vakuoleninhalt ist das Kohlehydratkorn durch Färbung mit Gentianaviolett deutlich geworden (*gk*), um dasselbe herum der helle Hof (*h*). Die Gerüstsubstanz (*g*) schmal, läßt eingelagerte Chromatinkörnchen erkennen; in den Knotenpunkten Verdickungen.

Fig. 3d. Dasselbe Präparat, anderes Tier, SJ, CO_{12} (1500). Zeigt die Gerüstsubstanz etwas reichlicher vorhanden. Chromatinkörnchen so dicht zusammengelagert, daß die Zwischensubstanz fast homogen erscheint. Verdickungen in den Knotenpunkten. *α* eine isolierte Chromidialsubstanzhohlkugel, zeigt Inhalt, Hof und Hülle.

Fig. 4. Chromidialsubstanz (Anfang November). Mit Flemming konserviert und gefärbt. SJ, CO_{12} (1500). In den Höfen ist eine matte Struktur zu erkennen (*fh*), wohl eine optische Erscheinung; die Gerüstsubstanz massig und homogen erscheinend.

Fig. 5. Kohlehydratkörner aus der Chromidialsubstanz; lebend zerquetscht, in Kalilauge isoliert und mit Jodjodkalium behandelt. Zeigt die unregelmäßige Form derselben.

Fig. 6a u. b. Lebende Kerne aus demselben Tier. SJ, CO_8 (1000). Dicke Membran, ungleich verteilte Binnenkörper.

Fig. 6c. SJ, CO_{12} (1500). Binnenkörper aus denselben Kernen; zeigen Vaknolisation.

Fig. 7. Kern aus Difflugienschnitt. Sublimat, chromsaures Kali/Hämatoxylin; in Glycerin untersucht. SJ, CO_{12} (1500). Läßt das Kerngerüst erkennen, das am Rande einen Alveolarsaum bildet. Wenige und größere Binnenkörper.

Fig. 8. Difflugia (November). Schnitt quer durch die untere Partie des Tieres. Flemming. Safranin, Blen-de-Lyon. D. HO_2 (220). Chromidialsubstanz hat sich stark ausgebreitet und ist schwächer färbbar als im Frühjahr (s. Fig. 1); sie ist kohlehydrathaltig. Die große Masse der Kerne und der Chromidialsubstanz deutet darauf hin, daß das Tier aus der Kopulation hervorgegangen ist.

Fig. 9a—e. Flemming konserviert und gefärbt. SJ, CO_{12} (1500). Spindelartige Gebilde; vermutlich Bakterienfäden.

Fig. 9a. Knäueliges Gebilde; aus Difflugia vom Dezember.

Fig. 9b. Spindel aus Tier vom Juni; zeigt an den Enden der Fäden stark rote Färbung, vermutlich dort die Fäden im optischen Querschnitt.

Fig. 9c. Spindel aus Tier vom Mai; zeigt dieselben roten Stellen wie b.

Fig. 9d. November; sehr kernspindelähnlich.

Fig. 9e. November; in einer Vakuole inmitten der Chromidialsubstanz.

Fig. 10 u. 11. Kopulation. Flemming konserviert; Safranin/Blen-de-Lyon. D. HO_1 (175). November.

Fig. 10. Beginn der Kopulation; Tier *α* beginnt in Tier *β* überzufließen; Tier *β* ruhig und unverändert. In Tier *α* die Chromidialsubstanz (*chrs*) in viele kleine Brocken zerspalten; dazwischen Kerne und Nahrungskörper. Ein breiter Streifen homogenen Plasmas am Fundus der Schale von Tier *α* gebildet. In beiden Tieren Vaknolen und Nahrungsreste. Flemming. Safranin Bleu-de-Lyon. D. HO_1 (175). November.

Fig. 11. Fortgeschrittene Kopulation. Tier α fast ganz in Tier β übergeflossen. Chromidialsubstanz schon größtenteils miteinander verschmolzen. In der Schale von Tier α noch ein breiter Lappen von homogenem Plasma. Im Plasma beider Tiere zahlreiche kleine Plasmakugeln (*pk*).

Fig. 12. Plastogamie (Juni). FLEMMING. Safranin/Blau-de-Lyon. D. HO_1 (175). In beiden Tieren Chromidialsubstanz und Lage der Kerne und Nahrungskörper unverändert. In dem Tier β zahlreiche Schalenplättchen (*sp*) vorhanden.

Tafel XI.

Alle Abbildungen, bei denen nichts besonderes bemerkt ist, sind nach Präparaten angefertigt, welche mit Safranin/Blau-de-Lyon gefärbt worden sind.

Fig. 1. Konjugation dreier Tiere (Juli). Sublimat/Alkohol. D. HO_1 (175). Chromidialsubstanz aller drei Tiere (*chrs*) in kleine Brocken zerspalten, im Austausch untereinander. An der Grenze zwischen den Tieren Kerne und Chromidialsubstanz. Im Plasma viele ungleich große blasse Plasmakugeln (*pk*). Zahlreiche Vakuolen (*v*) und Nahrungsvakuolen (*nv*).

Fig. 1a. Teile der Chromidialsubstanz derselben Tiere. SJ, CO_{12} (1500). Sie ist ziemlich stark vakuolisiert, durch die Strömung in kleine Teile zerspalten und die zähflüssige Grundsubstanz (*g*) in Brücken ausgezogen.

Fig. 1b—e. SJ, CO_8 (1000). Kerne aus den drei verbundenen Tieren stärker vergrößert. Die Kernmembran (*km*) ist bei all diesen Kernen sehr verdünnt; bei *km 1* ist sie fast verschwunden.

Fig. 1b. Binnenkörper (*bk*^{1}) tritt aus dem Kern; die als *chr* bezeichnete stark gefärbte Masse läßt nicht erkennen, ob es sich um Chromatin des Binnenkörpers oder der Chromidialsubstanz handelt. Die Chromidialsubstanz liegt den Kernen dicht an.

Fig. 1c. Kernmembran sehr verdünnt; Chromidialsubstanz liegt dem binnenkörperarmen Kern sehr dicht an und läßt nicht erkennen, ob das mit *chr* bezeichnete Chromatin Binnenkörpermasse oder Gerüstsubstanz der Chromidialsubstanz darstellt.

Fig. 1d. Ein großer Binnenkörper (*bk 1*) tritt aus dem Kern nahe der Chromidialsubstanz; gegenüber treten zwei kleine Binnenkörper (*bk*) aus, nicht im Zusammenhang mit der Chromidialsubstanz. *chr* bezeichnet Chromatin, dessen Herkunft aus Kern oder Chromidialsubstanz fraglich.

Fig. 1e zeigt zwei aus dem Kern getretene Binnenkörper (*bk 1* und *bk 2*), nicht im Zusammenhang mit der Chromidialsubstanz. An der Stelle *chr* liegt die Chromidialsubstanz dem Kern dicht an; es ist nicht zu entscheiden, ob dort Chromatin aus dem Kern liegt.

Fig. 2. Kern aus einem Kopulationsexemplar vom Juni. FLEMMING. SJ, CO_{12} (1500). Kernmembran sehr verdünnt. Binnenkörper (*bk*) teilweise aus mehreren zusammengeflossen. Chromidialsubstanzteile (*chrs*) in Kernnähe. Bei *chr* Binnenkörper oder Chromatin der Chromidialsubstanz.

Fig. 3. Kern aus einem Tiere, das gehungert hatte und ganz aus der Schale geflossen war. FLEMMING. SJ, CO_8 (1000). Sternförmige Anlagerung der Chromidialsubstanz (*chrs*) an den Kern; Membran (*km*) unverändert.

Fig. 4a—e. Kernveränderungen bei unverdünnter Membran aus verschiedenen einzelnen Difflugien (November). SJ, CO_8 (1000). Zwei Kerne aus demselben Tier. Pikrinessigsäure.

Fig. 4a. Ein Binnenkörper (*bk*) liegt der verdünnten Membran des linken Kernes ausnahmsweise dicht an. (*chr*) Chromatin liegt eine Strecke weit in der unverdünnten Kernmembran des rechten Kernes. Flemming.

Fig. 4b. Vier Binnenkörper (*bk*) liegen in der Kernmembran. Kern liegt in einer Nische der Chromidialsubstanz. Flemming.

Fig. 4c. Kern ärmer an Binnenkörpern; Chromatin (*chr*) in der Kernmembran. Pikrinessigsäure.

Fig. 4d. Kern binnenkörperarm. Membran unverdünnt. Kern liegt nahe an der Chromidialsubstanz. Pikrinessigsäure.

Fig. 4e. Kern ohne Binnenkörper. Der Chromidialsubstanz (*chrs*) dicht anliegend.

Fig. 5a—i. Kernveränderungen mit Membranverdünnung (November). SJ. CO_2 (1000).

Fig. 5a. Pikrinessigsäure. Zwei Kerne aus demselben Tier. Die Chromidialsubstanz liegt den Kernen dicht an den verdünnten Stellen an; bei *km 1* ist die Membran verdünnt.

Fig. 5b. Flemming. Zwei Kerne aus demselben Tier. Kernmembran von Kern 2 bei *km 1* verdünnt; ein Binnenkörper (*bk 1*) im Begriff, aus dieser Stelle aus dem Kern zu treten. Am Kern 1 Kernmembran ringsum verdünnt. Zwei Binnenkörper (*bk 2*) sind an der verdünnten Stelle (*km 1*) ausgetreten. Bei *chr* liegt beiden Kernen etwas Chromatin an, das von Binnenkörpern oder Chromidialsubstanz stammt.

Fig. 5c. Flemming. Beide Kerne vom selben Tier. Kernmembran an beiden Kernen eine Strecke weit verdünnt (*km 1*). Verschiedene Binnenkörper *bk 1* und *bk 2*) im Begriff, auszutreten.

Fig. 5d. Kernmembran rings verdünnt. Chromidialsubstanz (*chrs*) liegt den Kernen dicht an.

Fig. 5e. Kernmembran enthält an einer Stelle (*chr*) Chromatin; an einer anderen ist sie verdünnt (*km 1*).

Fig. 5f. Kernmembran an zwei Stellen verdünnt (*km 1* u. *km 2*), an einer solchen Stelle ist ein Binnenkörper (*bk 1*) eben ausgetreten, ein zweiter (*bk 2*) scheint zu folgen.

Fig. 5g. Kernmembran (*km 1*) verdünnt. Dort tritt ein Binnenkörper (*bk 2*) aus, ein zweiter liegt schon draußen (*bk 1*). In der Chromidialsubstanz, die dem Kerne anliegt, liegt ein Chromatinbrocken (*chr*) von binnenkörperartigem Aussehen.

Fig. 5h. Kernmembran an einer Stelle verdünnt (*km 1*). Im Kern nur noch zwei Binnenkörper. Chromidialsubstanz liegt dem Kern direkt an.

Fig. 5i. Kernmembran an einer Stelle (*km 1*) verdünnt. Im Kern nur noch ein Binnenkörper (*bk*), der verdünnten Membran anliegend.

Fig. 6. Ein unveränderter Kern aus demselben Tier wie der Kern auf Fig. 5i. Mehrere Binnenkörper verschmolzen (*bk*). SJ, CO_2 (1000).

Fig. 7. HO_2 (220). Difflugia kurz vor ihrer Encystierung. Sublimat/Alkohol. Eisessig. Nahrungskörper (*n*) werden nach außen befördert. Chromidialsubstanz (*chrs*) ganz zusammenhängend, wenig Plasma (*pl*), rund um das Tier ein Plasmastreifen (*pl*).

Fig. 7a. SJ, CO_2 (1000). Teil desselben Tieres. Flemming nachgefärbt. Kernmembran an einer Stelle verdünnt (*km 1*). In der Chromidialsubstanz die Kohlehydratkugeln durch Gentianaviolett deutlich geworden. Die Chromidialsubstanz (*chrs*) bildet keinen Alveolarsaum, sondern die einzelnen Kugeln ragen unregelmäßig ins Plasma (*pl*) vor.

Tafel XII.

Alle Figuren, bei denen nichts anderes bemerkt ist, sind nach Diffingiencysten angefertigt, welche nach Flemming gefärbt worden sind.

Fig. 1. Ganz junge Cyste. D. HO_2 (220). Pikrinessigsäure. Zentral zusammenhängende Chromidialsubstanz, deren feinerer Bau unverändert wie in unencystierten Tieren vom Herbst (wie Fig. 9a). Im peripheren Plasma beginnen sich Plasmakugeln (*pk*) zu bilden. Im Plasma zwei alte Kerne (*k*) degenerierend und Chromatinbrocken (*chr*) von unbestimmter Herkunft.

Fig. 2. Etwas ältere Cyste. Flemming. Randpartie. SJ, CO_6 (750). Bildung der Plasmakugeln (*pk*), in denselben oft vakuolisierte Inhaltsgebilde (*pi*). Die Plasmakugeln beginnen in die Chromidialsubstanz (*chrs*), deren Bau unverändert ist, einzuwandern wie auf Fig. 9a.

Fig. 3. Flemming. D. HO_2 (220). Die Plasmakugeln (*pk*) sind ganz in die Chromidialsubstanz (*chrs*) eingewandert und dort verteilt. Auf einem anderen Schnitt desselben Tieres zwei zerfallende Kerne. Chromidialsubstanz unverändert wie auf Fig. 9a.

Fig. 4. Pikrinessigsäure. SJ, CO_6 (750). Teil aus der Mitte des Schnittes. Das Chromatin des Gerüstes der Chromidialsubstanz (*chr*) hat begonnen zusammenzufließen. Kohlehydratkörner (*gk*) unverändert. Diese Cyste enthält auf einem anderen Schnitte drei zerfallende Kerne. (Chromidialsubstanz stärker vergrößert s. Fig. 9d).

Fig. 5. Flemming. SJ, CO_6 (750). Teil aus der Mitte des Schnittes. Zusammenfließen des Chromatins (*chr*) der Chromidialsubstanz ist fortgeschritten: Kohlehydratkörner (*gk*) unverändert. Zwischen ihnen achromatische Gerüstsubstanz. An einem Rande liegt ein Streifen granulierten Plasmas, welcher durch eine feine Membran vom übrigen Cysteninhalt abgegrenzt ist. Plasmakugeln unverändert. (Chromidialsubstanz stärker vergrößert Fig. 9d).

Fig. 6. Pikrinessigsäure. SJ, CO_6 (750). Teil aus der Mitte des Schnittes. Blasses Grundplasma (*pl*), in welchem sich noch die Kohlehydratkörner (*gk*) befinden; Plasmakugeln (*pk*) weniger und kleiner. Das Chromatin aus der Chromidialsubstanz (*chr*) beginnt sich zu vakuolisieren.

Fig. 7. Pikrinessigsäure. D. HO_2 (220). Kern (*k*) membranlos; Plasmakugeln ganz aufgelöst, viel fein granuliertes Grundplasma (*pl*), welches teilweise kugelig noch auf seine Bildung aus den Plasmakugeln hinweist. An einem Rande eine stark granulierte Plasmazone, welche mit dem übrigen Plasma in direkter Verbindung steht.

Fig. 7a. Partie derselben Cyste. SJ, CO_6 (750) zeigt dieselben Verhältnisse deutlicher.

Fig. 8. Pikrinessigsäure. D. HO_2 (220). Ein membranloser Kern (*k*). Chromidialsubstanzchromatin (*chr*) zerklüftet; Plasmazone am Rand nicht mehr vorhanden; die Granula (*gr*) derselben in der ganzen Cyste verteilt.

Fig. 8a. Teil derselben Cyste. SJ, CO_6 (750). Zeigt die Zerklüftung des Chromatins und seine Abkugelung in einzelne vakuolisierte Kugeln; einzelne Kugeln haben eine kernartige Struktur im Innern. Beginn des Auftretens der neuen Kerne (*kk*), (stärker vergrößert Fig. 9f).

Fig. 9a—f. Chromidialsubstanz. SJ, CO_{12} (1500). Entwicklung der neuen Kerne. Pikrinessigsäure.

Fig. 10. F. HO_1 (415). Reste des Chromatins in Kugeln (*chr*); viele neugebildete kleine Kerne (*kk*); Grundplasma reich granuliert.

Fig. 10a. Teil derselben Cyste. SJ, CO_{12} (1500). Kerne zeigen dünne Membran (*km*) und viele kleine Binnenkörper (*bk*); einen Kern (*kk 1*) sieht man aus einer Chromatinkugel sich bilden; außerdem noch zwei unveränderte Chromatinkugeln.

Fig. 11. Flemming. F. HO_1 (415). Die Chromatinkugeln sind aufgebraucht; viele Kerne (*kk*) und feingranuliertes Plasma; Plasma (*pl 1*) an einer Stelle fast homogen.

Fig. 11a. Teil derselben Cyste. SJ, CO_{12} (1500). Kerne haben dünne Membran, dieser sitzen die Binnenkörper zum Teil von innen an. Im granulierten Plasma etliche größere chromatinartige Granula (*chr*).

Fig. 12. Flemming. F. HO_1 (415). Plasma peripher chromatinreicher und granuliert; zentral homogener (*pl 1*). In dem zentralen Teil die vielen Kerne, von denen jeder von einem kleinen Hof umgeben ist.

Fig. 12a. Teil stärker vergrößert; die Binnenkörper (*bk*) der Kerne (*kk*) liegen teilweise sehr peripher und springen etwas vor.

Fig. 13. Flemming. SJ, CO_{12} (1500). Wahrscheinliche Sekundärcyste. Kern dünne Membran; hier nur ein Binnenkörper.

Fig. 13a—c. SJ, CO_{12} (1500). Kerne anderer Sekundärcysten. Fig. a u. c zeigen zwei Binnenkörper (*bk*), b das Zusammenfließen eines großen solchen aus mehreren kleineren.

Fig. 14. Arcellacyste (November). Pikrinessigsäure. Flemming gefärbt. SJ, CO_4 (500). Zentral zusammenhängendes Chromidialsubstanznetz (*chrs*), in demselben zwei degenerierende Kerne; peripheres Plasma mit vielen inhaltsreichen Plasmakugeln (*pk*).

Fig. 14a. Chromidialsubstanz. SJ, CO_{12} (1500). Zeigt alveolären Bau.

Fig. 15. Lecquereusia spiralis. SJ, CO_4 (500). Sublimat/Alkohol. Eisessig. Flemming gefärbt. Oktober. Der große Kern (*k*) hat eine sehr dünne Membran (*km*); die Chromidialsubstanz (*chrs*) zusammenhängend.

Fig. 15a. Chromidialsubstanz stärker vergrößert. SJ, CO_{12} (1500). Zeigt alveolären Bau; in jedem Wabeninhalt ein mit Gentianaviolett blau gefärbtes Kohlehydratkorn.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Etude sur la Chlamydomyxa montana.

Par

Eugène Penard, d'ès sciences (Genève).

(Avec 19 figures en texte.)

En 1875 Archer [1]) décrivait sous le nom de Chlamydomyxa labyrinthuloides un intéressant organisme qu'il avait découvert dans une tourbière de l'Irlande. C'était en apparence un rhizopode. déployant, dans toutes les directions, des gerbes de filaments très-minces, flexibles, comparables jusqu'à un certain point aux fils axiaux des Héliozoaires, et sur lesquels se mouvaient des corpuscules fusiformes hyalius. Le plasma revêtait daus son eusemble une couleur verdâtre, due à des corpuscules où la chlorophylle semblait être mêlée à de la diatomine, et de plus, l'organisme portait avec lui uue enveloppe laminée, faite de cellulose, ouverte pour donner passage aux pseudopodes. Quant au noyau, il paraissait manquer, et Archer alors, constatant une certaiue aualogie eutre cet organisme et la Labyrinthula de Cienkowsky, [2]) se vit porté à assimiler les corpuscules qui circulaient sur les pseudopodes aux corps fusiformes nucléés décrits par l'auteur russe, et par là à placer sa Chlamydomyxa dans le voisinage des Labyrinthulés.

Un peu plus tard, en 1882, Geddes [3]) étudia ce même organisme

---

[1]) Archer, W.: On Chlamydomyxa labyrinthuloides n. g. et sp., a new freshwater sarcodic organism. Quarterly Jonrn. of micr. Science. New Series Vol. XV 1875 p. 107—130.

[2]) Über den Bau und die Entwicklung der Labyrinthnleen. Arch f. mikr. Anat. Bd. III 1867 p. 274.

[3]) Observations on the resting State of Chlamydomyxa labyrinthuloides. Quart. Journ. of micr Science. New Ser. Vol. 22 1882.

à l'état enkysté, et crut y reconnaître une forme dégénérée d'une algue Palmellacée.

En Août 1886, Ray Lankester, après avoir vainement cherché la Chlamydomyxa labyrinthuloides dans les tourbières d'Angleterre en de Norwège, trouvait en Suisse, dans les sphagnum des environs de Pontresina, une espèce très-voisine de la précédente, mais plus délicate, à corpuscules fusiformes beaucoup plus petits, dépourvue dans sa vie active de toute enveloppe, et s'entourant seulement à l'état de repos d'une membrane de cellulose. En 1890 le même observateur retrouvait cette même Chlamydomyxa à Zermatt, puis en 1892 de nouveau dans l'Engadine, et la décrivit alors sous le nom de Chlamydomyxa montana.[1]) Pas plus que Archer ni que Geddes, Lankester ne put découvrir de noyaux, et dans une étude serrée mais nécessairement un peu incomplète par le fait que cet organisme ne s'était montré que très-peu de temps à l'état déployé, ce savant admettait pleinement les conclusions de Archer, regardait les corps fusiformes comme des noyaux et rapprochait cet organisme des Labyrinthula.

Au commencement de Mars de l'année dernière (1903), je récoltais moi-même, au marais de Bernex près de Genève, la Chlamydomyxa montana de R. Lankester, et plus heureux que l'auteur anglais, pouvant en toute saison me procurer ce protiste et l'étudier dans ses conditions naturelles, je l'ai suivi jusqu'à la fin de Mars de cette année, espérant trouver enfin l'occasion de constater les phénomènes de reproduction, dont la connaissance paraissait indispensable pour permettre de sures appréciations sur les affinités de cet organisme.

Pendant bien longtemps mes espérances ont été vaines: en toute saison, l'été dans l'eau tiède du marécage, l'hiver sous la glace qu'il fallait briser, la Chlamydomyxa s'est montrée la même, soit active et déployée, soit, bien plus souvent, à l'état globuleux ou enkysté. Mes études ont alors surtout porté sur la structure, l'anatomie et la physiologie de cette espèce, sur la recherche des noyaux, dont la découverte fut déjà un point d'acquis. Mais enfin, le 13 Mars, se sont brusquement montrés des phénomènes strictement reproducteurs, qui me permettent aujourd'hui de présenter des considérations nouvelles sur ce Protiste des plus intéressants.

Mais avant d'en arriver à l'étude de l'organisme lui-même, je

[1]) Chlamydomyxa montana n. sp., one of the Protozoa Gymnomyxa. Quart. Journ. of micr. Science. New Ser. Vol. 39 1896 p. 233—244 Pl. 14 et 15.

voudrais consacrer quelques lignes à la question de son habitat: LANKESTER a trouvé sa Chlamydomyxa dans les Sphagnum, et des Sphagnum toujours âgés et dans un état apparent de décomposition commençante; à Genève, cet organisme s'est rencontré exclusivement dans des mousses inondées, appartenant suivant toute apparence au genre Hypnum, et dans deux seulement des petites flaques qui au nombre d'une quarantaine constituent le marais de Bernex. Ces flaques sont seules aujourd'hui à représenter une ancienne tuilerie, abandonnée depuis un siècle, et où les creux d'où les ouvriers tiraient leur argile, maintenant toujours remplis d'eau, ont été peu à peu envahis par la végétation. Le fond est alors recouvert d'un tapis de mousses, épais quelquefois de 30 centimètres, et ce tapis est dans ses couches inférieures à l'état de demi décomposition, envahi par les végétations cryptogamiques. C'est dans ce feutrage organique que vit la Chlamydomyxa montana, non pas, suivant toute apparence, à la manière d'un saprophyte, et encore moins à l'état de parasite, mais comme un organisme qui se ressentirait encore d'anciennes conditions d'existence; il ne fait plus son profit des matières en décomposition, mais il lui faut le milieu liquide sur lequel ces matières exercent leur influence; il ne s'attaque plus aux cellules des plantes, mais il ne perd aucune occasion de se cacher sous les feuilles mortes des mousses, et de pénétrer à l'intérieur des carapaces vides des petits crustacés ou autres organismes inférieurs; j'ai même rencontré un jour un Ceratium cornutum dont l'enveloppe, examinée avec soin, se montra ne contenir qu'une Chlamydomyxa enkystée. D'après ARCHER, la Chlamydomyxa labyrinthuloides est, au moins pendant une partie de son existence, parasite des cellules des Sphagnum, dans l'intérieur desquelles elle se cache; ici il n'y a plus de parasitisme vrai, mais il en reste comme un souvenir.

Description générale.

Pour nous rendre compte, d'une manière générale, de la structure de l'organisme qui va nous occuper, transportons sous l'objectif du microscope un exemplaire trouvé en activité; ainsi séparé du détritus qui l'environnait de toutes parts, l'observation en sera plus facile. Ce transport ne sera pas sans quelque difficulté; en effet la Chlamydomyxa, à l'état non enkysté, présente au plus haut degré cette tendance à ce qu'ailleurs j'ai appelé l'„éclatement en fusée", caractéristique de certains Rhizopodes, et en particulier de la Pelomyxa palustris, où LEIDY l'avait déjà reconnue, mais plus marquée encore dans notre Chlamydomyxa: tant que l'individu est

en pleine eau, recouvert ou non d'une lamelle, on peut le manier, le tourmenter sans qu'il subisse aucune désagrégation; mais à peine le liquide vient-il à ne plus recouvrir le corps, ou bien l'aiguille fait-elle sortir quelque peu ce dernier de la pleine eau, que tout s'émiette soudainement en fragments innombrables qui se répandent de tous les côtés, comme projetés par une force centrifuge.

Mais si le transport a réussi, nous avons sous les yeux un corps arrondi ou ovoïde, de 50 μ en moyenne, parfois plus petit et souvent plus grand, d'une teinte qui suivant les individus peut aller du vert jaunâtre au jaune brunâtre. Bientôt alors nous voyons pousser lentement, dans une direction plus ou moins radiaire, quelques filaments extrêmement minces, rigides et souples à la fois, et sur ces filaments commencent à se montrer des granulations arrondies, puis vagnement fusiformes, claires et incolores; puis le corps s'arrondit, prend une forme de dôme, de patelle, de disque allongé et inégal dans ses contours, enfin, mais plus rarement, de ruban qui peut être quatre ou cinq fois aussi long que large, droit et généralement un peu étalé à ses extrémités. Pendant ce temps les filaments clairs ont poussé toujours plus nombreux, se sont garnis de corpuscules fusiformes hyalins, tandis qu'autour du corps jaunâtre s'est étalée une ceinture de plasma incolore, toute pénétrée de vacuoles, qui, pressées et étirées, finissent quelquefois par former une véritable dentelle.

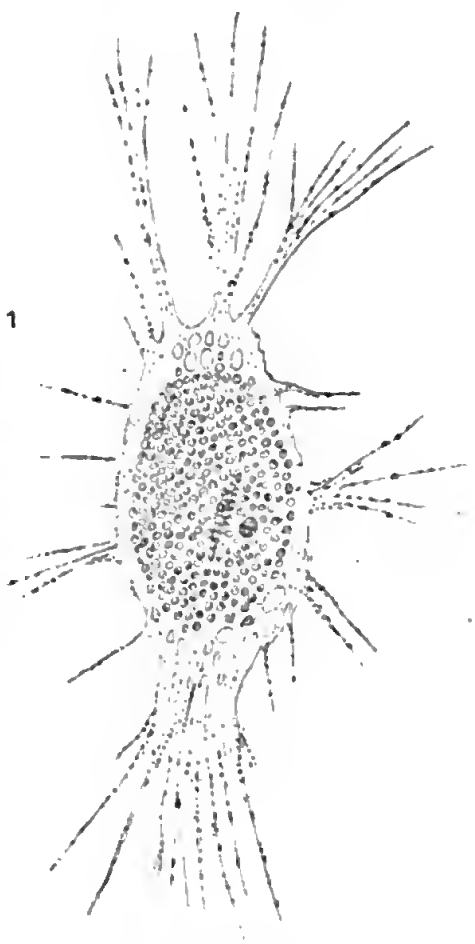


Fig. 1. Chlamydomyxa montana. Un individu étalé.

Mais le dessin change à chaque instant, lentement et sans arrêt; les bras s'allongent, s'étalent, se ramifient, se rejoignent, et, plus rarement, s'anastomosent par quelques-unes de leurs branches; des fils ténus partent dans toutes les directions, se couvrant peu à peu des corpuscules incolores

caractéristiques; de temps à autre on voit un bras tout entier se ramasser sur lui-même et se retirer plus vivement vers le corps; ou bien, dans un individu allongé en ruban, ce sera toute une moitié du ruban qui pour ainsi dire se décrochera, se rétractera d'un bloc, et dans ces cas-là on verra en général l'individu, après s'être ramassé sur lui-même, repartir dans une direction perpendiculaire à celle qu'il suivait d'abord. Dans ces individus ainsi déployés, le corps proprement dit peut arriver facilement à 100, 130 μ et plus, et si l'on y comprend les pseudopodes, l'organisme couvre alors un espace qui peut mesurer jusqu'à 300 μ en longueur.

En examinant la Chlamydomyxa de plus près encore, on voit que la bande claire d'ectoplasme, outre ses vacuoles, renferme un nombre considérable de grains ronds, globuleux, réfringents, extrêmement petits, de moins de 1 μ de diamètre; quant à l'endoplasme, sa teinte verdâtre est due à la présence d'une grande quantité de corpuscules figurés, analogues aux corps chlorophylliens des végétaux. Cet endoplasme peut renfermer également des sphérules rondes et brillantes, petites mais variables de volume et de nombre, et qui semblent représenter une matière amylacée; on y voit aussi des proies capturées, algues, diatomées, péridiniacées, etc., à un état plus ou moins avancé de digestion, qui les fait passer au brun puis au rouge. Quelquefois enfin se montre une vésicule contractile véritable, mais dont le fonctionnement est extrêmement lent, si bien qu'elle peut rester des heures entières à l'état d'expansion; le plus souvent du reste cette vésicule n'existe pas, ou bien aussi, quand on croit en voir une, on a affaire en réalité à l'enveloppe d'une petite algue ronde, complètement vidée de son contenu, lequel a été remplacé par un plasma semi-liquide et incolore.

Comme nous venons de le voir, l'individu à l'état actif change incessamment de forme; mais ces changements, soit en masse soit régionaux, sont presque toujours lents, et extrêmement variables d'un exemplaire à un autre; d'une manière générale, on peut dire que les déformations sont d'autant plus rapides et d'autant plus prononcées que l'individu est plus frais et mieux portant.

Après ce coup d'œil général, reprenons notre étude avec quelques détails.

Ectoplasme.

A l'état sphérique ou de repos, mais non enkysté, la Chlamydomyxa montana ne constitue qu'une masse homogène, et il n'est guère possible d'y constater une différenciation en deux

couches; tout au plus distingue-t-on une pellicule incolore très-fine, faite d'un plasma visqueux [1]), et qui de toutes parts enveloppe l'organisme. Mais il en est autrement lorsque ce dernier est déployé: le corps central verdâtre se montre alors entouré d'une ceinture de plasma clair et incolore, que rien, me semble-t-il, ne nous empêche de considérer comme un ectoplasme.

Cet ectoplasme, d'où partent les filaments pseudopodiques, est dans la règle granulé et en même temps réticulé, plus ou moins suivant les individus, la vitesse de marche et le degré d'expansion les réticulations apparentes sont dues à la présence de vacuoles, et ces dernières elles-mêmes semblent devoir leur existence à plusieurs causes. Les unes proviennent du fait que des lambeaux de plasma, s'étalant, s'allongeant, s'anastomosant, se sont soudés en englobant dans leur masse une portion de l'eau ambiante qui s'arrondit alors; d'autres sont des vacuoles ordinaires, qui se forment, ici comme dans tant de rhizopodes, si facilement dans l'ectoplasme actif; les autres enfin sont des vésicules contractiles. Archer parte de vésicules contractiles dans sa Chlamydomyxa labyrinthuloides; Lankester par contre n'en a pas observé qu'il puisse considérer comme réelles. Ces vésicules existent cependant sans aucun doute, bien que la plupart des individus n'en montrent pas d'ordinaire; j'ai pu, dans différentes occassions, les voir grandir, puis s'éteindre en une systole relativement brusque. Mais il est non moins certain que ces vésicules contractiles ont ici quelque chose de particulier, qui empêche de les identifier complètement avec celles des rhizopodes; elles sont extraordinairement lentes à se former, et une fois éteintes ne semblent plus se rallumer, en tout cas plus à la même place.

Ces vésicules contractiles concernent l'ectoplasme; mais quelquefois on en voit également dans la partie centrale verte du corps. Ces dernières vésicules, plus grandes alors, présentent également quelque chose d'anormal; en rapport sans doute avec l'ectoplasme, et probablement appartenant en définitive à ce dernier, elles sont presque tout entières logées au sein de l'endoplasme, et semblent même souvent s'y creuser d'un lobe latéral, qui comme une hernie pénétrera dans la masse profonde. Ces vacuoles, qui mettent des

[1]) Sous la forme globuleuse, ou même à l'état de kyste temporaire, la surface de la Chlamydomyxa est éminemment visqueuse, et il est généralement impossible de séparer un individu des débris qui l'entourent sans qu'il en reste quelques parcelles agglutinées à son corps; par contre, un exemplaire à l'état déployé se laissera beaucoup plus facilement détacher du feutrage dans lequel il est pris.

heures à grandir, et restent des heures épanouies, de sorte que bien rarement on arrive à constater des phénomènes de systole, se voient soit dans les individus déployés, soit dans les kystes. Souvent, quand de l'état de repos l'individu passe à celui d'étalement actif, la vésicule disparaît, et il s'en reforme plusieurs, plus petites; lorsque la marche est très-accélérée, et que le corps a pris la forme d'un ruban, c'est surtout aux extrémités mêmes, dans l'ectoplasme clair, que l'on voit se former des vésicules, petites, rondes, et alors souvent nombreuses, tandis que la grande vésicule contractile qui pouvait avoir existé jusque là dans le plasma, disparaît pour ne plus revenir. Ajoutons ici que, d'une manière générale, plus le déplacement est actif, plus la vacuolisation est prononcée et la forme de dentelle de l'ectoplasme accentuée; les individus très-jeunes et qui, suivant la règle générale pour tous les Sarkodinés, sont en même temps les plus actifs, se montrent pour la plupart tout particulièrement vacuolisés.

Outre les vacuoles, l'ectoplasme renferme constamment un nombre considérable de grains très petits, de moins de 1 μ de diamètre, globuleux, brillants, réfringents. Ces grains, dont la présence est surtout facile à constater sur l'organisme déployé, dans la bordure d'ectoplasme, ou bien aussi sur les lambeaux de plasma clair qui s'étalent parfois au loin sur les filaments pseudopodiques, se retrouvent du reste dans l'endoplasme, et sur des individus écrasés on les voit de toutes parts noyés autour des corpuscules chlorophylliens, souvent animés d'un mouvement brownien très-caractéristique. Nous reviendrons dans un instant sur ces granulations minuscules, qui rappellent à première vue les grains d'excrétion des rhizopodes, mais dont la signification pourrait être tout autre en réalité.

Pseudopodes.

Les pseudopodes sont une dépendance de l'ectoplasme; ils forment, dans la Chlamydomyxa montana, dans l'état bien déployé de l'organisme, un système de ramifications qui présente quelque analogie avec ce que l'on constate dans les Rhizopodes „Reticulosa", mais avec une tendance bien moins prononcée à la production d'anastomoses, et par contre avec un déploiement tout particulier de fils délicats et très-minces, qu'ARCHER et LANKESTER ont cru pouvoir homologuer aux filaments caractéristiques des Labyrinthulés.

Lors du passage de l'organisme de l'état de repos à la forme

active, ce sont ces fils que l'on voit se produire les premiers; ils poussent lentement, comme une soie qui grandirait à vue d'œil, et se montrent bientôt sous la forme d'un filament mince, d'épaisseur inférienre à 1 μ, incolore, et qui semble doué d'un certaine rigidité en même temps que d'une flexibilité relative. Ces filaments restent peu longtemps droits, et souvent se reconrbent d'nn côté ou d'nn antre, différents en cela des fils axiaux des Héliozoaires, qui restent droits sur toute leur lougueur. Ils sont susceptibles également de mouvements de nutatiou, oscillant ou se balançant lentement et tout d'une pièce d'un côté ou d'un autre; LANKESTER a observé ces mouvements, mais les attribue à l'action des courauts du liquide ambiant. Cependant, sans nier l'action bien évidente des courants quand il eu existe, on peut affirmer qu'il y a là, uormalement, des mouvements propres; dans un milien parfaitement calme, ou peut voir les déplacements s'effecturer d'une manière très-nette; souvent ils concernent plnsieurs filaments à la fois, se courbant les nus d'un côté les autres d'un autre, ce qui exclut l'action d'un courant, qni les déplacerait tons d'un seul côté. En résumé, nne observatiou prolongée de ces mouvements souvent compliqués montre qn'aucun phénomène extérieur ne suffirait à les expliquer, et qu'ils sont bien dus à l'activité de l'organisme lui-même.

En même temps que se forment les filaments, on voit à leur base se rassembler quelques parcelles de plasma, puis y apparaître, très-lentement, des corpuscules incolores, qui y grimpent comme sur une baguette de soutien; à la base de la tigelle, ces corpuscules sont plutôt arrondis; plus haut on les trouve le plus souvent allongés, en forme de grains de blé ou d'avoine; c'est ce que ARCHER a appelé les „corpuscules fusiformes", et LANKESTER les „oat-shaped corpuscles" on corps en grain d'avoine. Souvent, en même temps, quelque portion de l'ectoplasme s'allongera snr nn filament, ou bien autour des bases de plusieurs filaments voisins, et nous aurons ainsi bientôt un ruban de plasma incolore, dans lequel on distingue vaguement, pendant qnelque temps encore, des séries de chapelets parallèles, représentant les granulations afférentes aux filaments primitifs; quant à ces fils eux-mêmes, ils ont disparu à la vue, résorbés sans doute au sein dn plasma qui les a envahis.

Dans la règle, le plasma clair venant de l'ectosarc ne s'avance pas bien loin le long des fils, et le pseudopode typique se montre sous la forme d'une tigelle extrêmement fine, qui par places sera lisse et nue, et sur d'autres régions se verra revêtue de varicosités, ou des granulations caractéristiques. D'antres fois cependant, le

plasma monte sur le fil jusque près de son extrémité, englobant les grains, et formant même par ci par là quelques petites vacuoles (Fig. 2c).

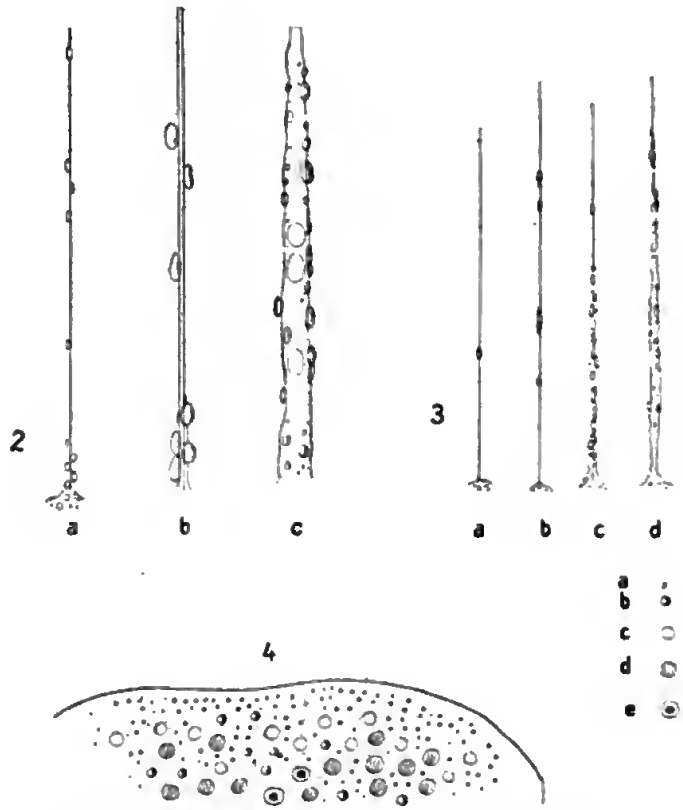


Fig. 2. a) Filament pseudopodique; b) portion du même plus grossi; c) filament sur lequel s'est amassé du plasma; on y voit quelques vacuoles. — 3. Un même pseudopode, commençant à ponsser et se couvrant de grains, puis de plasma. — 4. Fragment du corps, écrasé; on y voit les petits grains caractéristiques (a), grains brillants plus gros (b), vacuoles (c), corps chlorophylliens (d), noyaux (e).

Dans un individu largement étalé, les filaments sont en nombre considérable, et semblent, à la base des grosses branches, former des faisceaux, dont les différents éléments s'écarteront plus tard les uns des autres. LANKESTER parle de „l'impression que les fils sont préformés", et que les ramifications se font par dégagement de fils individuels, jusque là réunis en faisceaux. Telle est bien en effet l'impression générale, mais en réalité il n'y a là qu'une apparence, et c'est avec non moins de raison que LANKESTER ajoute que ces fils sont „des prolongements de sarcode, développés pro tempore, et dont il n'existe pas une provision dans le plasma". En effet, ces fils peuvent prendre naissance sur un point quelconque de l'ectoplasme,

même sur le plasma qui s'est allongé sur les bras; de plus, on pent citer comme intéressant sous ce rapport le fait que, dans les expériences dont il sera parlé plus loin et relatives à des fragments d'ectoplasme artificiellement isolés du corps, le plasma se met en étoile, et produit bien vite de toutes pièces un grand nombre de filaments rayonnants (fig. 13), absolument identiques aux fils habituels, et qui ne peuvent nécessairement provenir que du plasma lui-même.

Lankester n'a pas pu constater de fusion entre deux fils arrivant en contact; il lui a paru vraisemblable que lorsque deux tigelles deviennent très-voisines l'une de l'autre, elles se rapprochent de très-près, mais en conservant leur individualité distincte. J'ai vu, dans différentes occasions, deux filaments arrivés en contact se fusionner complètement, de sorte qu'on ne distinguait pas de délimitation entre ces deux tigelles, et, d'après les résultats que m'ont fournis des observations minutieuses, il me paraît très-probable qu'il n'y a pas là rien qu'une apparence, mais que la fusion est réelle. En effet, ces organes, si au premier abord ils donnent l'impression de fils axiaux analogues à ceux des Héliozoaires, ne sont en réalité que des prolongements de plasma, mais d'un plasma très-tenace, qui à peine formés prennent la consistance de l'élastine, et dont la partie axiale est plus dense que la surface. Rien n'empêche alors les couches superficielles de ces tiges, toutes les fois qu'elles arrivent en contact soit avec l'ectoplasme soit avec un pseudopode ou même avec une autre tige, de se fusionner avec le plasma rencontré, et l'expérience directe semble bien montrer qu'il en est ainsi. Ajoutons que ces filaments sont susceptibles de produire sur leur parcours des bifurcations, qui pour rares qu'elles sont, n'en sont pas moins certaines (fig. 14 b).

Disons maintenant quelques mots des „corpuscules fusiformes", ou „grains d'avoine" qui, tantôt plus ou moins serrés les uns contre les autres, tantôt solitaires, tantôt en chapelets, plus rarement agrégés en groupes, accompagnent normalement les filaments pseudopodiques. Ces grains (fig. 2 b c) sont le plus généralement ovoïdes, ellipsoïdaux, et en réalité ne revêtent jamais la forme exacte d'un fuseau véritable étiré à ses deux extrémités. Ils sont incolores, pâles et à contour peu marqué, et résistent à l'action des réactifs colorants ordinaires (carmin); leur longueur est en moyenne de 2 μ à peine; ils ne font jamais corps avec le filament qui les porte, mais glissent seulement à sa surface; lorsque le fil, comme cela se voit fréquemment, est sur une partie de sa longueur entouré d'une

gaîne épaisse de plasma venant de l'ectoplasme, ils sont eux-mêmes noyés dans la couche externe de cette gaîne, et ne se montrent pas dans sa partie axiale. Ils se déplacent continuellement à la surface du fil qui les porte, le plus souvent avec une lenteur extrême; d'autres fois, quand l'organisme est dans un état d'activité exceptionnelle, ou bien encore sur des individus très-jeunes, leur motion est plus rapide. Tantôt ils se montrent indépendants les uns des autres, ils se croisent, se dépassent, se poursuivent sans règle; tantôt on les voit emportés tous ensemble d'un même mouvement; lorsque l'organisme est tourmenté, et qu'il rétracte ses fils pour se mettre en boule, ces „grains d'avoine" s'arrondissent, puis se mettent à glisser rapidement le long du filament pour aller se jeter sur le corps.

D'après ARCHER, deux corpuscules se rencontrant ne se fusionnent jamais l'un avec l'autre. Plutôt faudrait-il dire que tel fait est très-rare, car un jour j'ai pu assister à une fusion complète de deux grains; mais le plus souvent, si les corpuscules en se rencontrant semblent se souder, ce n'est là qu'une apparence, et on les verra bientôt se séparer chacun de leur côté.

ARCHER a cru reconnaître dans les déplacements de ces corpuscules une motion propre, automatique sans doute, mais résidant dans le corpuscule lui-même, et due à la contractilité générale de son plasma. Pour LANKESTER, ces grains doivent être regardés comme des corps inertes, inertes du moins sous le rapport de la motilité, et pour qui a consacré quelque temps à l'étude de ces petits éléments, et a pu s'assurer dans tous leurs déplacements variés de la dépendance absolue où ils sont soit du filament qui les porte soit du plasma avec lequel ils peuvent arriver en contact, il paraît évident que LANKESTER est bien dans le vrai. Tant qu'on les considère individuellement, on pourrait il est vrai croire de leur part à un mouvement propre, mais les cas très-fréquents de déplacement en masse, où l'on voit tout un chapelet de grains emporté à la fois, ou bien les agglomérations qui se meuvent en bloc, montrent qu'il n'y a là qu'un déplacement passif, et font plutôt croire à l'existence de courants, tantôt parallèles, tantôt opposés et s'entrecroisant, ici très localisés et ne transportant qu'un grain, là plus larges et emportant avec eux toute une série de corpuscules.

LANKESTER émet l'opinion qu'il doit y avoir, tout le long du fil, une couche extraordinairement fine de plasma hyalin, lequel entraînerait les corpuscules dans les courants qui se produiraient continuellement dans son sein. ARCHER avait également supposé

l'existence d'une gaine extrêmement mince, entourant corpnscules et filament, et douée d'un pouvoir contractile dont l'action s'ajouterait à celle que les corpnscules auraient possédée en propre; il croit même, avec de très-forts grossissements, avoir réussi à s'assurer de l'existence réelle de ce fourreau hyalin, mais n'est cependant pas certain qu'il n'y ait pas eu là d'illnsion d'optique.

Mes propres observations m'ont amené à des conclusions qui tout en s'accordant d'une manière générale avec celles des deux autenrs anglais, s'en éloignent cependant par certains côtés. Pour moi, il y aurait bien une partie centrale plus compacte, plus ferme, dans l'axe de chaque filament; mais ce ne serait pas là un véritable fil axial, nettement distinct d'un étui périphérique. Les filaments de la Chlamydomyxa seraient plutôt de véritables pseudopodes filiformes, mais dont l'axe, au contraire de ce qui se passe chez les Rhizopodes „Lobosa“ et „Filosa“, où la partie axiale est plus liquide, est ici plus condensé, pour passer par transitions insensibles à une partie périphérique plus molle. Ces filaments, examinés avec la plus grande attention et dans les meilleures conditions d'éclairage, se montrent avec la même apparence sur toute leur épaisseur; cette épaisseur n'est pas la même pour tous les fils, plus forte sur les fils bien développés et couverts de grains, moindre sur les fils peu granulés ou naissants; le fil peut se renfler légèrement par places (fig. 14 c), dans les régions surtout où les grains sont réunis en groupes; il peut enfin se bifurquer (fig. 14 a b), et an niveau de la bifurcation l'homogénéité est la même que partout ailleurs. Le filament est donc variable dans son épaissenr, d'un moment à un autre, tout en restant en apparence homogène, et sans qu'il apparaisse à aucun moment trace d'un fil axial distinct.

Il y aurait alors bien, si l'on veut, nne différenciation qui se produirait du centre à la périphérie; la partie axiale, plus ferme et qni sans être un fil axial en jouerait en pratique le rôle, passerait graduellement et sans que rien le traduise à la vue, à une région superficielle plus molle, toujours en transformation, parcourue de courants incessants et invisibles pas eux-mêmes, mais dont l'existence serait rendne évidente par la circulation même des grains que ces courants entraînent avec eux.

Archer a cru pouvoir assurer que les corpuscules fusiformes de sa Chlamydomyxa labyrinthuloides étaient identiques avec les petits grains ronds brillants que l'on retronve partout dans le corps, et qui, en quittant ce dernier pour s'aventurer sur les pseudopodes, changeraient de forme et de volume, et perdraient leur contour

brillant. L'auteur anglais a pu suivre des grains dans leur évolution, les voir sortir du corps et y rentrer, et il paraît assez vraisemblable, surtout étant donné le fait que dans l'espèce étudiée par ARCHER les corpuscules sont beaucoup plus volumineux (6 μ au lieu de 2 μ) et plus faciles à suivre que dans la Chlam. montana, que cette opinion correspond à la réalité. Pour mon compte, je ne suis pas arrivé sous ce rapport à des résultats concluants; je citerai cependant quelques faits qui tendraient à confirmer les vues de ARCHER: 1. Sur les pseudopodes des individus malades par asphyxie, les corpuscules sont ronds, brillants, et analogues aux granulations caractéristiques du plasma. 2. Après avoir tourmenté un individu et l'avoir obligé à rétracter tous ses pseudopodes, on peut voir bientôt repousser de nouveaux fils, couverts de grains ronds et qui seront plus tard remplacés par les corps allongés en grain d'avoine, qui ne peuvent guère provenir que des premiers. 3. Sur les pseudopodes brusquement détachés du corps et isolés, l'on voit se former bientôt des filaments et des prolongements nouveaux, lesquels se couvrent de granulations rondes et brillantes plutôt que de corpuscules allongés; dans ce cas-là, on peut également constater que ces grains ronds sont nécessairement un produit direct du plasma, qu'ils sont faits eux-mêmes de plasma condensé, puisqu'il s'en montre bientôt un nombre double et triple de ceux qui existaient sur le pseudopode au moment de l'isolement de ce dernier. 4. Enfin sur des individus parfaitement bien portants, surtout des jeunes, on peut voir parfois, et sans raison apparente, les fils couverts non plus de „grains d'avoine", mais de granulations rondes plus petites qui en jouent le rôle.

De toutes ces observations il semble raisonnable d'inférer que les corpuscules fusiformes ne représentant qu'une transformation des petits grains somatiques. Cependant pour moi la chose n'est rien moins que certaine; les petits grains somatiques sont très-différents d'apparence des corpuscules fusiformes; ils se trouvent normalement toujours et partout, par exemple dans les kystes même très-âgés; ils ressemblent à s'y méprendre et des grains d'excrétion, possèdent une réfringence très-grande et paraissent durs et solides. Ce que l'on peut considérer comme prouvé c'est que les corpuscules en grain d'avoine peuvent à l'occasion prendre la forme sphérique, ou qu'ils l'ont eue à leur origine, mais il est possible que ces corpuscules, petits grumeaux de plasma compact provenant d'une différenciation même du plasma, nés de l'ectoplasme pour y rentrer plus tard et peut-être s'y fondre dans la masse générale, n'aient en réalité rien de commun avec les petits grains brillants de l'intérieur du corps.

Archer, et plus tard Lankester, frappés de la similitude apparente de ces corpuscules et des corps fusiformes nucléés des Labyrinthulés, et ne trouvant pas de noyaux dans la Chlamydomyxa, ont tous deux émis l'opinion que ces corpuscules pourraient eux-mêmes avoir la signification de noyaux, qu'ils étaient, en somme, „tout noyaux". Comme nous le verrons dans un instant, cette opinion doit être abandonnée, car la Chlamydomyxa montana (et sans doute aussi la Chlam. labyrinthuloides qui s'en rapproche de si près) possède des noyaux, parfaitement caractéristiques. Mais alors, quelle est la signification véritable de ces corps en grain d'avoine? Nous n'en savons rien, mais, à l'exemple des deux auteurs anglais, qui se sont départis pour un temps de leur prudence habituelle pour se livrer, relativement au noyau, à des spéculations quelque peu aventureuses, je me permettrai de hasarder, concernant les corpuscules des pseudopodes, quelques conjectures:

Si, sans nous en tenir à une classification rigoureusement naturelle, nous considérons les Sarcodinés dans leur ensemble sous le rapport seulement de leurs pseudopodes, nous pouvons y distinguer deux groupes, le premier, A, composé des Lobosa et des Filosa, le second, B, comprenant les Reticulosa, Heliozoa et Radiolaria. Dans les Lobosa, le pseudopode peut être comparé à une onde qui se renouvellerait continuellement; la partie axiale, plus liquide, entretient le fonctionnement normal du pseudopode, le met pour ainsi dire constamment en contact avec le corps, d'où vient la vie; chez les Filosa, il en est encore ainsi, bien qu'en raison de la ténuité des filaments pseudopodiques, les mêmes phénomènes soient plus difficiles à constater. Tout ce groupe A est alors caractérisé par des pseudopodes non granulés, lisses à leur surface.

Dans le groupe B, la partie axiale du pseudopode, au lieu d'être la plus liquide, est au contraire formée d'un plasma plus condensé, tend à se différencier en une tige relativement compacte, et cette tendance atteint sa plus forte expression chez les Héliozoaires, où l'axe du pseudopode devient pour ainsi dire un organe à part, bien distinct du plasma, le fil axial, qui peut, dans son état physiologique, être considéré comme un élément de soutien. Or, dans ce second groupe, les pseudopodes sont normalement granulés, recouverts de petites perles de plasma incolore qui circulent incessamment de long du fil. [1])

[1]) Dans quelques Héliozoaires, en particulier dans les genres Pinaeiophora et Pompholyxophrys, outre les pseudopodes à fil axial et granulés, il s'en forme de temps à autre d'adventifs, destinés soit à fixer l'animal à un soutien soit

Or ces phénoménes si généraux doivent se rattacher à nne signification générale aussi: puisque les grains sont nécessaires, que le pseudopode ne peut pas s'en passer, il faut qu'ils soient en rapport avec l'intégrité vitale dn pseudopode même: d'autre part, puisque dans le groupe A l'intégrité vitale est, suivant toute probabilité, entretenue par le courant liquide qui parconrt la partie axiale dn pseudopode, il est assez naturel que dans le groupe B, où ce courant axial n'existe pas, il doive y avoir compensation. Cette compensation résiderait alors dans la possession des perles, et nons pourrions arriver à cette conclusion, que les granulations vagabondes sont chargées de lubréfier le pseudopode, de l'entretenir dans un état de „tonus" toujours égal; peut-être même pourrait-on concevoir que ces corpuscnles se débarrassent d'une partie de leur snbstance propre en favenr dn psendopode, pour se charger par contre de produits inutiles qu'ils ramèneraient au corps. On pourrait alors comparer ces corpuscules à des globules sanguins; mais tandis que ces derniers apportent anx organes de l'oxygéne, les grains des héliozoaires, et ceux également de la Chlamydomyxa, apporteraient du plasma vivifiant, et . . . en définitive, pourquoi pas anssi de l'oxygène?

Bien que les idées qui viennent d'être émises n'aient que la valeur d'une supposition, on pourrait, je crois, trouver quelques faits qui tendraient à les appuyer directement: Si par exemple dans l'Actinosphærium Eichhorni on tourmente un individu en le comprimant graduellement, on verra la gaîne de plasma qui recouvre le fil axial se ramasser en gouttelettes qui descendent rapidement vers le corps, puis le fil axial lui-même se rabattre sur l'ectoplasme. Mais si, au lieu d'une compression lente, on porte sur la lamelle qui recouvre l'animal nn conp brusque et sec, on réussit fréquemment à détacher tout d'une pièce quelques pseudopodes; le plns souvent alors, la gaîne protoplasmique a eu le temps de se rétracter sur le corps, mais le fil axial, pris par surprise, s'est détaché d'uu bloc, et on peut le retronver flottant au loin, à peine encore entouré d'un vernis très-

---

à capturer une proie, et ces pseudopodes, identiques à ceux des Filosa, sont dépourvus de granulations, dont on peut supposer que l'utilité serait alors nulle. Par contre, dans uu Thécamœbien appartenant aux Filosa, la Microgromia elegantula (v. Arch. f. Protistenk. Vol. III 1904), les pseudopodes, tout particulièrement fins, droits et rigides, sont couverts de petites perles, et ressemblent à ceux des Héliozoaires. On peut supposer alors, que par un phénomène absolument contraire à celui que nous venons de citer à propos de la Pinaciophora, ces pseudopodes, en raison même de leur rigidité toute spéciale, ont besoin de granulations.

délicat. Ces fils axiaux isolés restent alors parfaitement rigides, inertes et comme morts, eux qui, dans leur état physiologique normal, sont si facilement susceptibles de changements, de croissance, de rétractiou, de ramollissement suivant les besoins de la cause. Isolés, ils finissent il est vrai par se résorber, mais très-lentement, quelquefois pas du tout, et j'ai pu en retrouver après 24 heures; leur gaîne protoplasmique n'existant plus, et n'entretenant plus chez eux la vie, ils se sont pour ainsi dire figés en une tigelle inerte et incapable d'autre chose que d'une désagrégation lente.[1])

Or dans la Chlamydomyxa, la gaîne doit certainement exister, au moins, comme nous l'avons dit, à l'état d'une couche plus molle que l'axe; c'est elle alors qui, comme dans l'Actinosphaerium, entretiendrait la vitalité de la partie axiale plus compacte; mais, comme dans les héliozoaires aussi, elle ne suffirait à la tâche que si elle-même était entretenue en bonne condition, lubrifiée par les corpuscules plasmatiques venant du corps.

Endoplasme.

La partie centrale de la Chlamydomyxa, colorée d'une nuance verdâtre, peut être considérée comme ayant la valeur d'un endoplasme. Etudiant maintenant les différents élémeuts qui composent cet endoplasme (fig. 4), nous commencerons par les corps chlorophylliens.

La nuance verdâtre dans cet orgauisme n'est en effet pas uniforme, elle est due à de véritables chromatophores, à des corps globuleux, de $2^1/_2$ à 3 μ environ de diamètre, répartis en nombre considérable dans toute la masse du plasma. La teinte que revêtent ces corpuscules n'est pas normalement d'nn vert pur; c'est uu vert olive, ou tirant sur le jaune, ou que dans certains cas on pourrait tout aussi bien appeler jaune ou brun tirant sur le vert. D'uue maniére générale, on peut dire que dans les individus très-petits et jeunes

[1]) L'Actinosphaerium, comme les Actiuophrydiens en général, présente du reste dans ses pseudopodes une structure spéciale; la gaiue de plasma qui entoure le fil axial est relativement très-épaisse, et la partie interne de cette gaine figure elle-même un étui presque liquide; par contre, les granulations caractéristiques des Héliozoaires sont ici relativement très-petites, faiblement développées. Il semble que dans ce cas c'est le canal liquide interne qui, comme dans les Lobosa, entretiendrait l'intégrité soit du fil axial soit du pseudopode tout entier, et que les grains ne jouent pas ici de rôle bieu efficace. D'autre part, dans la variété fusca de l'Actinophrys sol., caractérisée par des pseudopodes en général très-longs et très-minces, réduits presque à leur seul fil axial, les pseudopodes sont de nouveau couverts de granulations très-fortes.

il y a prédominance du vert tendre, tandis que les exemplaires de grande taille et âgés revêtent plutôt une nuance jaunâtre. Ce n'est cependant pas toujours là le cas, et, en définitive, mes observations m'ont porté à conclure que la différence de teinte pourrait être due surtout à la lumière, les individus qui sont restés très-longtemps dans une obscurité relative étant plus verts que les autres. Nous reviendrons sur ce sujet en parlant des kystes.

Cette teinte normale d'un vert jaunâtre résulterait, d'après GEDDES, du fait qu'„une matière colorante jaune, vraisemblablement de la xanthophylle, est associée à la chlorophylle". D'après LANKESTER, „la couleur prédominante d'un jaune brun fait penser à la diatomine, et il est fort possible qu'elle masque de la chlorophylle". Il me paraît probable que la proportion du jaune est bien due à de la diatomine: lorsque, comme dans les diatomées, on fait arriver sur un individu un courant d'acide sulfurique, immédiatement le jaune disparaît, et le tout prend une nuance verte et bleue, pour disparaître enfin complétement.

La plupart du temps ces chromatophores sont parfaitement globuleux; cependant, bien souvent, on les voit ovoïdes, ou même fusiformes, et cela sans que ces différences puissent être attribuées à un étirement provenant de l'allongement de l'individu pendant la marche; on peut en effet trouver, à l'état de repos ou même de kystes, des exemplaires dont les corpuscules seront en bonne partie ellipsoïdaux. Il n'en est pas moins vrai que le chromatophore peut à l'occasion s'allonger, lorsque pendant la progression de l'individu il est pris dans les mailles du plasma, qui s'étirent elles-mêmes; en effet, ces corpuscules sont dépourvus de membrane, et consistent en une boulette de plasma mou, lequel comme dans les plantes supérieures est pénétré de la matière colorante.

Vu de face et dans de bonnes conditions d'examen, chaque corpuscule se montre comme une petite tache uniformément colorée (fig. 5a); quelquefois cependant, on remarque que la partie centrale est plus claire, comme si la matière verte était surtout répartie dans les couches superficielles du globule. A cette occasion, il est bon d'attirer l'attention sur le fait que, si en réalité ces globules sont nus, ils paraissent dans certains cas recouverts d'une enveloppe bien distincte (fig. 5b); le fait s'observe sur des individus écrasés, dont le contenu a été dispersé de tous les côtés. On voit alors fréquemment des corps verts entourés d'une capsule hyaline, rigide en apparence, et il arrive même souvent qu'à l'intérieur de cette soi-disant capsule le corps vert se rétracte quelque peu, en

prenant par exemple la forme d'un croissant (fig. 5 c). Cependant, ce n'est là qu'une apparence, provenant de ce que, au moment de la désagrégation de l'individu, une parcelle de plasma somatique hyalin s'est rassemblée autour du globule, s'arrondissant en membrane, et y a pris une consistance particulière, relativement ferme.

Le grain vert est-il susceptible de division? c'est bien probable, et en principe il ne peut guére en être autrement; mais en fait il ne m'a pas été possible d'arriver à des conclusions quelconques. J'ai eu de temps à autre l'occasion d'observer, après écrasement d'un individu, des globules de plasma hyalin, tels que les représente ici la fig. 6, et qui renfermaient dans leur intérieur deux ou trois corpuscules verts de formes variées, allongés, fusiformes, etc., qui semblaient résulter d'une division d'un chromatophore habituel; parfois l'un ou l'autre de ces corpuscules était externe, collé encore au globule de plasma; mais ces globules incolores ne représentaient probablement, ici encore, que des parcelles arrachées au plasma somatique, lesquelles avaient entouré plusieurs corpuscules verts à la fois, et ces derniers s'y étaient alors déformés, sous la pression même du plasma qui se mettait en boule.

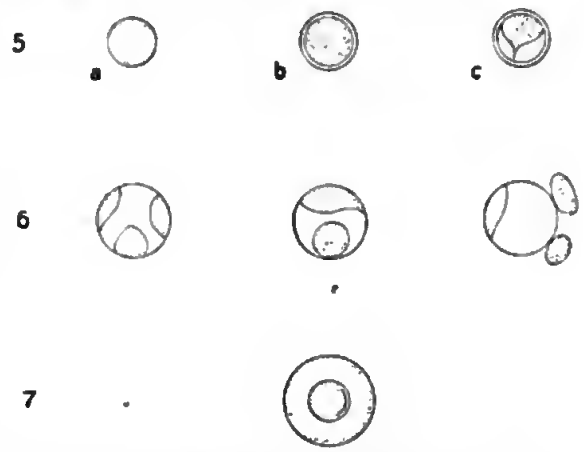


Fig. 5. Corpuscules chlorophylliens; a) normal, b) entouré d'une mince couche de plasma; c) retiré à l'intérieur de la couche de plasma. — 6. Trois boulettes de plasma hyalin ayant englobé des corpuscules chlorophylliens. — 7. Un des noyaux.

Les grains verts sont susceptibles en tout cas d'une évolution, comparable à celle des corps chlorophylliens des plantes supérieures. Sans dépasser jamais 3 μ, il arrive fréquemment qu'on en trouve de beaucoup plus petits, 2 μ à peine, ce qui semblerait indiquer une certaine croissance. De temps à autre également, on rencontre des individus très petits, de 12 à 15 μ à l'état arrondi, très-changeants de forme, à pseudopodes très-longs, et qui, au lieu de globules colorés bien distincts, semblent n'avoir qu'un chromatophore, jaunâtre ou verdâtre, visible comme une large plaque nettement tranchée sur ses bords (fig. 8). En somme, on croirait alors avoir affaire à une espèce spéciale; mais, dans ces cas là, si l'on parvient à isoler

l'individu dans une goutte d'eau, à le recouvrir d'une lamelle et à laisser le liquide abandonner la préparation, par simple dessication, de manière à ce qu'il se produise, très-lentement et sans désagrégation du plasma, une compression poussée suffisamment loin pour réduire toute cette masse à une figure qu'on pourrait assimiler à celle d'une mince pièce de monnaie, on voit alors les corpuscules chlorophylliens séparés maintenant les uns des autres, en nombre considérable, mais très-petits et ne mesurant que 1 μ seulement.

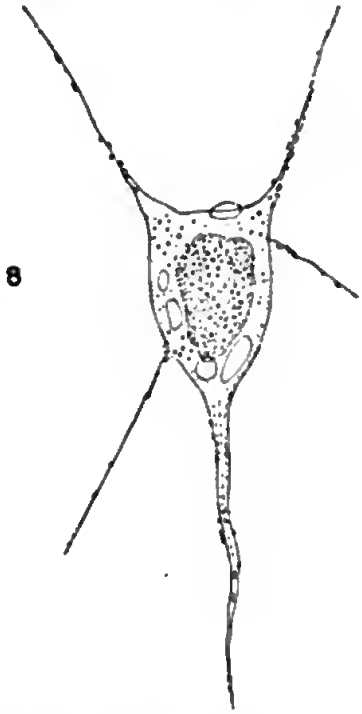


Fig. 8.
Individu très-jeune, à chromatophore en apparence compact.

Plus rarement encore, j'ai vu des individus, très-jeunes également, dans lequels la chlorophylle était remplacée par des granulations incolores, qui peut-être étaient destinées à se colorer par la suite.

GEDDES est porté à considérer les corpuscules verts comme appartenant en propre à l'organisme; „il est impossible", dit-il, „de s'empêcher de penser qu'il y a là des formes commençantes de l'état définitif des granules chlorophylliens des plantes supérieures". ARCHER ne s'exprime pas à ce sujet. Quant à LANKESTER, il y verrait plutôt des élémeuts d'une nature différente. „Je les cousidère," dit-il, „comme identiqnes de caractères avec les vésicules vertes décrites par BOURNE comme formant la grande masse de sa Pelomyxa viridis, et je snis tout-à-fait d'accord avec lui pour leur refnser toute relatiou avec les corpuscules chlorophylliens tels qne ceux des feuilles des plautes". Le même auteur ajoute uu peu plus loin qu'il regarde ces „vésicules colorées" comme identiques avec les „Glanzkörper" ou corps brillants qne GREEFF a décrits dans sa Pelomyxa palustris. Mais les Glanzkörper de la Pelomyxa, que j'ai eu bieu souvent l'occasion d'étudier, sont en réalité tellement différeuts des corpuscules verts, qu'il faut supposer que LANKESTER n'a jamais eu sous les yeux la Pelomyxa palnstris, car s'il avait pu confronter ces deux sortes de globules, l'idée ne lui serait certainement pas veuue de les assimiler les uns aux autres.

Pour moi, les corpuscules de la Chlamydomyxa sont d'origine endogène, et constituent un des élémeuts propres à l'organisme; ce sont de véritables chromatophores, nou pas parfaitement identiques à ceux des feuilles vertes, mais plutôt comparables à ceux soit des Diatomées, soit des Péridiniacées, soit de la Chrysamoeba radians ou d'autres organismes végétaux où la matière verte est plus ou moins cachée par la diatomine.

Les raisous qui me paraisseut en faveur de cette opiniou sout les suivantes:

a) Ces corpuscules n'ont certainement rien de commun avec les corps symbiotiques caractéristiques de tous les Protozoaires où on en connaît; ils sont plus petits, homogènes dans leur masse, complètement nus, dépourvus de cette pellicule qui certainement existe dans les Zoochlorelles et leur donne leur contour uettement tranché. La teinte jauuâtre du corpuscule ne se retrouve uou plus dans aucun organisme à symbiose.

b) Il est impossible de retrouver nulle part, à l'état libre, des éléments semblables. [1])

c) Sur un même individu, les corpuscules se trouvent tous dans le même état, dans la même phase évolutive, sans qu'il y ait cette variété de volume et d'apparence qu'on observe dans les cas de symbiose.

d) Enfin ces corpuscules suivent l'organisme dans tout le cours de son existence; à l'état soit actif soit enkysté de ce dernier ou les retrouve toujours, semblables à eux-mêmes et sans montrer de signes de dépérissement.

En résumé, après avoir suivi la Chlamydomyxa montana pendant une année entière, je considère que les grains verdâtres sont ici tout aussi bien la propriété de l'individu que le sont les corpuscules chlorophylliens des plantes supérieures. La Chlamydomyxa est un organisme à chromatophores, et non pas à symbiose.

Disséminés au milieu des corpuscules chlorophylliens se montrent aussi, en nombre généralement restreint, et d'un volume très-variable mais toujours beaucoup plus considérable que celui des grains minus-

---

[1]) Ce qui se rapprocherait le plus de ces corpuscules, ce seraient les chromatophores de la Chrysamoeba radians, et comme cette dernière vivait en général en compagnie de la Chlamydomyxa, et qu'un jour j'en ai vu un individu aller se jeter sur une Chlamydomyxa pour y être finalement englobé, j'ai pensé pendant quelque temps que les corpuscules verts résulteraient de la fragmentation de chromatophores captnrés de la Chrysamoeba; mais, en étudiant la question de près, j'ai bien vite reconnu qu'il ne se passait rien de pareil.

cules dont il a été parlé plus haut, des sphérules brillantes, incolores, et qui très-probablement doivent représenter de l'amylum. Comme du reste ces sphérules sont d'apparition peu fréquente dans les individus déployés, et qu'on les trouve surtout dans les kystes, c'est à propos de ces derniers que nous en reparlerons.

L'endoplasme se montre parfois également pourvu d'un nombre considérable de petites vacuoles rondes, mais dont on ne constate guère la présence que sur des individus comprimés; ici comme chez les Protozoaires en général, la production de vacuoles nombreuses pourrait être, au moins pour une bonne part, le résultat de la pression même, aussi n'est-ce qu'en passant que je signale la présence de ces vacuoles, dont il n'est pas sûr que l'organisme sain ne soit pas dépourvu.

Nous arrivons aux noyaux. Ni ARCHER, ni GEDDES, ni LANKESTER n'ont réussi à en apercevoir, et pourtant il existe, non pas *un* noyau, mais *des* noyaux, en nombre extrêmement variable suivant la taille des individus, nombre qui dans les très-petits exemplaires peut n'être que d'une demi-douzaine, pour arriver dans les grands au chiffre de 100 et au-delà. Il n'est pas très-surprenant que ces noyaux aient échappé si longtemps aux recherches; ils sont petits, extrêmement pâles; leur nucléole peut facilement être seul en vue, et être pris alors pour un des petits grains du plasma; ils sont si bien cachés par les corpuscules chlorophylliens, vacuoles, etc., qu'il ne faut pas songer à les apercevoir sur un individu dans son état normal; ce n'est guère qu'en désagrégeant l'organisme, surtout en faisant éclater un exemplaire qui vient de se former un kyste, que l'on peut arriver à en obtenir une vue suffisamment précise, et même dans des expériences de ce genre, les cas sont encore peu nombreux où les recherches sont couronnées de succès. De plus, ces noyaux présentent avec ceux des algues inférieures en général, ce point de ressemblance qu'ils sont relativement lents à se colorer par le carmin, et que la coloration n'en devient jamais bien intense. Cependant, ces noyaux existent; dans les derniers temps de mes études, je les ai vus souvent dans leurs détails, même sans l'aide d'aucun réactif, et la coloration par le carmin a fini par me les montrer toutes les fois que je l'ai désiré.

Les noyaux dans la Chlamydomyxa montana (fig. 7) sont globuleux, très-pâles. Leur volume varie entre $2^1/_2$ et 3 μ, s'écartant généralement très-peu de $2^3/_4$ μ. On y remarque, sur des exemplaires particulièrement favorables à l'examen, une bordure à double contour, qui semble représenter une membrane, mais qui me paraît

plutôt devoir être attribuée à une condensation du suc nucléaire sous la membrane vraie, laquelle reste en fait invisible. En dedans de cette bordnre externe est un suc nucléaire très-pâle, puis au centre vient le nucléole, de 1 μ environ, globuleux, d'un bleu clair très-pur, opalescent, et qui tranche nettement snr le fond pâle du noyan dans son ensemble. Souvent même, c'est le nucléole qni seul est visible, tout le reste étant trop pâle pour se laisser nettement distinguer, et alors ce nucléole pent être à première vne confondn avec un des grains brillants du plasma; cependant sa nuance d'aigue-marine, et la réfraction moins forte de ses bords, l'en distingnent en réalité facilement. Sous l'action du carmin, le nucléole se colore plus vite et plus fortement que le suc nucléaire, mais la différence de coloratiou ne se montre que peu de temps, et à moins que l'on ne vienne à arrêter l'action du réactif au moment voulu, l'on n'a bientot plus qu'nne tache uniformément rosée représentant le noyau tout entier.

Telle est la structnre du noyan normal. Cependant il pent y avoir une variante: c'est le cas où les noyaux auront deux nucléoles, chacun d'ailleurs parfaitement identiques aux nucléoles ordinaires. Dans ce cas-là, que j'ai observé sur deux individus seulement, mais sur un certain nombre de noyaux dans chacun de ces individus, le noyau se voit plutôt allongé, ovoïde, ce qui me ferait croire qu'il y a là nne phase préparatoire à la division nncléaire.

Il nons reste à parler de l'alimentation: Archer, dans sa Chlamydomyxa labyrinthuloides, a constaté dans l'intérieur du plasma la présence de nonrriture figurée, sous la forme surtont d'algues inférieures, que l'organisme digérait. Lankester n'a rien observé de semblable dans sa Chlamydomyxa montana. Ponr mon compte, j'ai constaté pareille occurrence à maintes reprises; la Chlamydomyxa est même, on pent le dire, très-vorace; elle captnre snrtont des algues infèrienres, rondes ou filamenteuses, des Diatomées, Desmidiées, Péridiniacées; sans paraître les rechercher activement, elle les englobe lorsqn'elle les rencontre, et sonvent les entoure d'une vacnole digestive, dont l'existence ne semble d'ailleurs pas être de longue dnrée. Le temps exigé pour la digestion est sans donte plus on moins long suivant la natnre et le volnme de la proie; snr nn individu spécialement examiné sous ce rapport, et qni à 11 h du matin renfermait, outre une diatomée dont le contenu était déjà ratatiné et brunâtre, une algne ronde et un kyste de Gymnodinium encore en parfait état, l'algue et le kyste montraient le soir à $5^1/_2$ h un corps à moitié digéré, ramassé sur lui-même mais encore reconnaissable dans sa structnre; le lendemain, à

$8^1/_2$ h du matin, algue et Gymnodinium étaient déjà bruns, et méconnaissables sauf grâce à la présence de leur enveloppe encore inattaquée; quant à la Chlamydomyxa, elle s'était enkystée.[1])

Dans les proies, les membranes, siliceuses on cellulosiques, restent intactes, et peuvent séjourner longtemps dans l'intérieur de la Chlamydomyxa; ponr s'en débarrasser, cette dernière les expnlse lentement, sans les entourer d'une vacuole, et on les voit sortir peu à peu du corps, à l'état vide, pour se détacher enfin complètement. Souvent, dans l'intérieur d'une Chlamydomyxa, on reconnait encore une algne ronde, ou un Peridininm, à l'état d'enveloppe dont le contenu n'est plus qu'un liquide clair, et alors ces enveloppes font tache sur la teinte générale verdâtre et peuvent facilement être prises pour nne grande vacuole. On trouve des organismes vidés, Diatomées et autres, même dans des kystes de durée, ce qui montre que les membranes des proies ne sont pas toujours expnlsées. Qnant aux résidus mêmes de la digestion, ils paraissent normalement rester dans le corps; peu à peu ils s'arrondissent en boulettes brunes, qui finissent par tourner au rouge; nous verrons plus tard qne dans les kystes ces boulettes rouges se réunissent en nne masse centrale commune qui prend pen à peu la consistance de la cire pnis d'une huile colorée.

Enkystement.

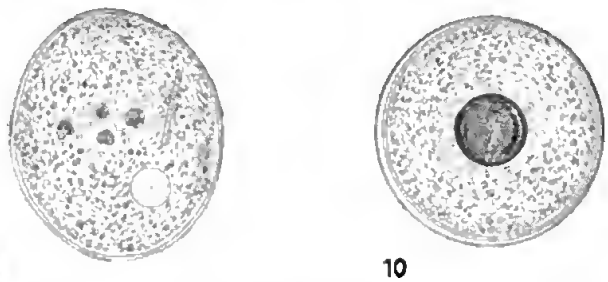
Même dans les récoltes où la Chlamydomyxa se montre en abondance, les individus actifs et déployés sont peu nombreux. Cet organisme est en effet très-délicat; lorsqu'on le tourmente, on qne l'ean vient à se désoxygéner quelque peu, qne pour une raison ou une autre les circonstances deviennent défavorables, il se met en boule, et à peine un instant s'est-il passé qne cette bonle est déjà revêtue d'une pellicule à double contour. A ce moment déjà, si l'on comprime le tout, on voit se produire sur un point quelconqne une déchirure, par laquelle sort un jet de plasma chargé de tous les éléments qui constituent l'individu; ce jet se fige alors bien vite en une nouvelle boule, en laissant en arrière une enveloppe, encore très-fine, et qui montre que nous avions déjà là quelqne chose d'analogue à nn kyste. Mais si au lieu de déchirer la sphérule nous l'avions abandonnée à elle-même, nons lni aurions, après qnelques heures et

[1]) Un autre individu, de forte taille, renfermait une douzaine environ de Gymnodinium, encore parfaitement reconnaissables, mais dans chacnn desquels l'„oeil" rouge avait passé au noir; peu à peu les Gymnodinium eux-mêmes prirent une teinte uniformément rougeâtre.

mieux encore après quelques jours, trouvé une enveloppe plus épaisse, caractéristique d'un véritable kyste.

C'est alors sous la forme enkystée que se rencontre le plus souvent la Chlamydomyxa; mais pour la commodité de la description, on peut considérer deux sortes de kystes, que j'appellerai les kystes temporaires et les kystes vrais; ajoutons bien vite, d'ailleurs, qu'il n'y a en fait aucune différence essentielle entre ces deux sortes de produits; les kystes vrais ne sont pas autre chose que des kystes âgés, dans lesquels l'organisme a passé un temps plus ou moins long, peut-être une saison tout entière, à l'état de vie latente.

Si nous considérons maintenant un de ces kystes temporaires (fig. 9), nous y trouverons d'abord une membrane, dont l'épaisseur est quelque peu variable, mais reste toujours inférieure à 2 μ; cette



9 10

Fig. 9. Kyste temporaire. — 10. Kyste vrai.

membrane est transparente, incolore, ou dans des cas très-rares légèrement jaunâtre. Elle est, comme l'ont déjà constaté Archer, Geddes et Lankester, de nature cellulosique; mais probablement y a-t-il là quelque modification de la cellulose ordinaire, car les réactions caractéristiques sont difficiles à obtenir, ou sont inégales suivant les individus. C'est ainsi que sur un exemplaire dans lequel à l'intérieur de l'enveloppe bien nette et à double contour on en voyait une seconde, plus épaisse et en apparence plus molle que la première, cette enveloppe intérieure se colora rapidement en bleu par l'action de l'acide sulfurique et de l'iode, tandis que la membrane externe restait à peine colorée.

Il n'est pas rare, en effet, de trouver deux enveloppes concentriques; l'organisme une fois enkysté, s'est encore ramassé sur lui-même, et occupant alors moins de place, s'est recouvert d'une nouvelle membrane comme si la première n'avait pas existé.

C'est surtout dans les kystes de forme anormale que se produit ce phénomène. La Chlamydomyxa, en effet, ne prend pas toujours la peine, avant de s'enkyster, de revêtir la forme exacte d'une sphère;

elle peut être ovoïde, ou présenter l'apparence d'un boudin, ou prendre une figure des plus bizarres. Quelquefois aussi deux ou trois individus venant à se trouver en contact s'enkysteront, sans se fusionner au préalable en nne sphère régulière, sous une même enveloppe, et dans tous ces cas-là l'organisme une fois enkysté a une tendance à se diviser en deux ou plusieurs masses qui s'enkysteront chacune à part, à l'intérieur de l'enveloppe commune (fig. 11). Quelquefois aussi,

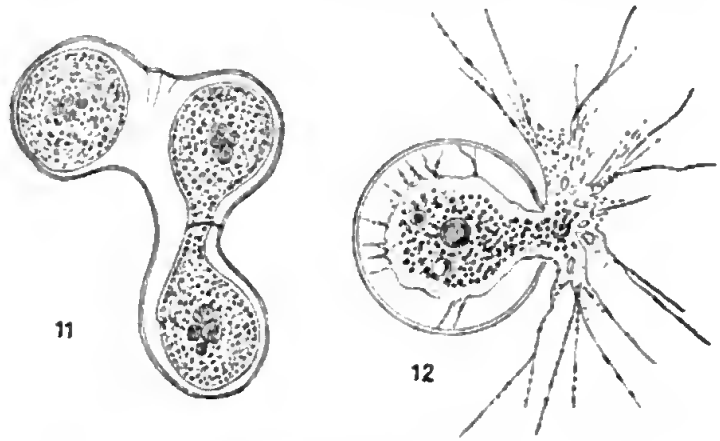


Fig. 11. Kyste anormal, renfermant trois kystes partiels. — 12. Individu sortant de son kyste.

dans un kyste arrondi, on voit la masse interne se couper en deux, et chaque moitié, sans nécessairement s'arrondir, bien vite s'entonrera d'une pellicnle cellulosiqne. En somme, ce n'est qn'à l'état actif, déployé, que cet organisme peut supporter l'absence d'nne enveloppe; au repos et arrondi, à peine l'ectoplasme se tronve-t-il à nu, qu'il sécréte une membrane.

De cette manière, le kyste pent arriver à se montrer possesseur de plusieurs enveloppes concentriques. Je n'ai cependant pas le souvenir d'en avoir observé plus de deux, sanf dans qnelques cas où les kystes provenaient de plnsienrs individus à la fois. Il n'y a pourtant pas de raison pour qu'il ne s'en forme pas nn plus grand nombre, et LANKESTER, qui a examiné une grande quautité de kystes, représente (Pl. 15 fig. 7) un exemplaire où l'on voit trois enveloppes séparées les unes des autres par un large espace; le plasma s'était d'abord enkysté, puis rétracté et enkysté encore, puis dédoublé, et chaque moitié s'était enkystée à son tour. Cependant, ce sont là des cas exceptionnels, et cela, nous pouvons le dire en passant, aussi bien pour les kystes temporaires qne pour les kystes vrais ou „de durée". Le kyste très-régulièrement circnlaire, représenté par LAN-

KESTER dans la fig. 10 de sa Pl. 15, et qui ne montre pas moins de huit couches concentriques, n'a, j'en suis persuadé, pas de rapport avec la Chlamydomyxa; j'ai trouvé fréquemment des kystes semblables, je les ai écrasés pour en examiner le contenu, et j'ai pu me convaincre qu'il y avait là des produits d'une nature différente, se rapportant vraisemblablement à un Protococcus ou à une algue voisine.

La Chlamydomyxa labyrinthuloides de ARCHER, par contre, est caractérisée par la présence très-habituelle d'enveloppes concentriques multiples, au nombre de 4, 5, 6 et plus encore, et GEDDES a insisté sur l'importance de ce fait, qui montrerait „un cas bien net d'une paroi cellulaire distinctement formée par déposition de couches successives, et non par intussusception et différenciation subséquente". Il me semble que GEDDES s'exagère la portée des conclusions à tirer de cette structure laminée; l'organisme, nous l'avons vu, est facilement sujet à se contracter sur lui-même, à l'intérieur de son enveloppe, et à peine sa surface est-elle à nu qu'elle se recouvre d'une nouvelle membrane; il y a donc là production, non pas d'une enveloppe cellulosique unique et laminée, mais de plusieurs enveloppes successivement formées les unes en dedans des autres; et sur des kystes dont l'enveloppe est restée unique tout en acquérant avec le temps une épaisseur considérable, on ne reconnaît pas trace de lamination distincte.

Ajoutons ici que, tandis que la Chlamydomyxa labyrinthuloides n'abandonne que rarement son enveloppe, la traînant, dans la vie normale, partout avec elle comme un escargot traîne sa coquille, la Chlamydomyxa montana, dans son état d'activité, est toujours à nu.

Il n'y a rien de particulier à dire sur le contenu des kystes temporaires; si par écrasement ou fait sortir toute cette masse de son enveloppe, on y retrouve absolument les mêmes éléments que dans l'organisme actif, globules verts, petits grains, parfois grains d'amylum, noyaux, petites vacuoles, diatomées ou algues vidées. Mentionnons aussi la nourriture digérée, qui dans ces kystes devient toujours plus rouge, et tend à se rassembler en une masse centrale; fréquemment aussi on remarque, noyée dans le plasma, une grande vacuole ronde, contractile, mais dont le jeu est extraordinairement paresseux, disparaissant lentement à la vue pour ne reparaître le plus souvent qu'après des heures entières.

Si maintenant nous considérons les kystes vrais, ceux qui sans doute ont passé de longues semaines, ou des mois, à l'état de vie

latente, et que nous pourrions comparer aux „Dauerkysten" des auteurs allemands, nous y trouverons tout d'abord une membrane plus forte, claire ou parfois légèrement jannâtre, beaucoup plus résistante, et que l'on éprouve quelque difficulté à faire éclater par compressiou. Souvent cette premiére euveloppe en double une seconde, interne, et entre ces deux lamelles il peut se faire qu'il se trouve quelques débris évacués.

La masse qui remplit ces kystes est fréquemment plus verte que celle des kystes temporaires, et les globules à chlorophylle examinés uu à un se montreut alors d'un vert tendre. Il m'a semblé, ici comme pour des cas analogues concernant l'organisme à l'état d'activité, que la teinte verte était due à un long séjour à l'obscurité; et cette supposition serait assez bieu appuyée par le fait que les kystes verts se sont tronvés surtout nombreux, soit à la fin de l'hiver et lors de la fusion de la couche de glace qui les avait longtemps recouverts, soit daus les récoltes faites dans les parties profondes de l'épais tapis de mousses qui dounait asile à ces organismes.

Daus ces kystes de durée (fig. 10), les grains ronds et brillants qui paraissent être de nature amylacée se montrent souvent en grande quantité; il semble bien qu'il y ait là des corps analogues à ceux que l'on trouve dans les kystes de tant de protozoaires, dont l'origine doit être cherchée dans l'activité de l'organisme lui-même, et dont la compositiou est celle de l'amidon; mais, il faut le dire, mes essais avec l'iode n'out pas donué de résultats concluants.

Au ceutre de ces kystes, on trouve le plus sonvent une belle tache rouge, et mes expériences d'écrasement m'ont montré que cette tache n'est qne l'expressiou d'uue accumulatiou de matières digérées, et qui se sont peu à peu réunies au centre. C'est d'abord une masse brunâtre, mal délimitée, puis une boulette d'nn brun ronge, dont différentes régions sont plus foncées que d'autres; cette boulette a la consistance d'une cire molle; bien souveut on y trouve encore empâtés des parcelles insolubles, des restes de membraues de petites algues etc. Eufiu cette masse pâteuse devient rouge de feu, carminée même, et l'on n'y trouve, comme en formant la masse principale, plus qu'un globule luilenx d'uu beau rouge brillant, soluble dans l'éther.[1])

[1]) En écrasant des individns, j'ai vu quelquefois la boulette rouge, qui dans les kystes âgés est devenue hien ronde et franche sur son contour, entourée d'une véritable enveloppe, une pellicule hyaline qui lorsqu'on l'écrasait se perçait en laissant échapper son contenn; il semblait y avoir là nne fine membrane, sécrétée par organisme lui-même tout autour des déchets de nutrition rassemblés en une masse centrale.

Dans quelques rares occasions, j'ai assisté à la sortie de l'individu abandonnant librement son kyste (fig. 12). Ce dernier s'ouvre alors sur une seule place, en une bouche arrondie (ce n'est pas, suivant toute apparence, une déchirure, et il faut supposer qu'il y a eu là un effet de dissolution, dû à l'organisme même); puis de cette bouche on voit sortir d'abord quelques filaments ou pseudopodes, et enfin une masse toujours plus forte de plasma; la partie du corps restée interne devient amiboïde, pousse des prolongements qui vont rejoindre les parois de la coquille et se comportent comme les „épipodes" des Thécamoebiens; enfin la Chlamydomyxa, après avoir passé un instant par la forme apparente d'un rhizopode testacé, laisse derrière elle son enveloppe vide, et se déploie largement au dehors. Parfois aussi il arrive qu'une partie seulement de l'individu abandonne le kyste; le plasma s'est déchiré dans le cours du processus; mais la Chlamydomyxa ne s'en inquiète guère; il y a maintenant deux individus, l'un en liberté, l'autre dans une enveloppe dont il ne tardera pas à sortir, et tous deux possèdent tout ce qu'il faut pour vivre longtemps en parfaite santé.

Expériences diverses.

Avant de rendre compte des observations relatives à la reproduction, je voudrais consacrer quelques instants à différentes expériences qui ne sont pas sans jeter quelques clartés sur le curieux organisme dont nous occupons.

La Chlamydomyxa montana, nous l'avons déjà vu, est un être assez délicat, et qui se rencontre beaucoup plus rarement à l'état développé que renfermé dans une enveloppe de cellulose. Si nous prenons alors un de ces individus enkystés, et que nous le comprimions progressivement, il arrive un moment où l'enveloppe éclate en un point, et où son contenu fait irruption à l'extérieur. Si la compression a été trop brusque et trop forte à la fois, toute cette masse expulsée se désagrège violemment en ses différents éléments, globules verts, noyaux, plasma etc., et tout alors reste là inerte, sans changement, mort. Si la pression est plus violente encore, et surtout qu'elle soit accompagnée d'un léger glissement du cover sur le porte-objet, les corps chlorophylliens disparaissent à la vue en tant qu'éléments isolés; ils semblent se fondre les uns dans les autres, et l'on n'a plus sous les yeux qu'une masse verdâtre plus ou moins homogène; en même temps, de cette masse verdâtre, on voit sortir, en nombre et de volume d'autant plus considérable que la

pression a été plus forte, des gonttelettes d'huile, brillantes, le plus souvent d'un bean vert d'herbe, et dont pas une seule n'avait existé jusqne là; il semble, en somme, que l'écrasement a fait sortir de l'huile des globules chlorophylliens, tout comme le pressoir en tire du fruit de l'olivier.

Mais, si la compression a été prudente, graduelle, et arrêtée au moment même où éclate le kyste, les choses se passent différemment: tout d'abord, l'explosion projette à l'extérieur, comme dans le cas précédent, une portion, peu considérable, du plasma, laquelle est désagrégée et perdue; puis l'on voit, à l'intérieur du kyste, se former un ruissellement qui entraîne avec lui tous les éléments du plasma. Tout cela sort alors, à la manière d'une couleur à l'huile que le peintre, en pressant snr sou tnbe de plomb, étendrait sur sa palette, soit en plusieurs filets pâteux, soit en un seul courant, et bientôt le tout se fige, en une ou plusieurs masses qui se détachent de l'individu et bien vite s'arrondissent.

Il peut alors arriver deux choses: on bien ces masses arrondies repoussent après qnelques instants des pseudopodes, chacune pour son compte, et deviennent des individus nouveaux, parfaitement sains, ponrvus chacun de chlorophylle et de noyaux, et capables d'une vie normale; ou bien ces masses rondes s'enkystent. Le second cas est de beancoup le plus fréqueut; pour que la masse expulsée puisse se déployer à l'état d'organisme actif, il faut sans donte que l'expérience ait été faite précisément sur nn kyste qui lui-même était pour ainsi dire mûr, près de s'ouvrir, et on comprend que le cas soit rare. En réalité je n'ai assisté que denx fois à ce phénomène de rénovation immédiate de la vie active après écrasement du kyste; la première fois c'était le plasma presque tont entier qui était sorti en une masse unique, laquelle devint bientôt un individu déployé à l'état parfait; dans la seconde occasion quatre fragments, de volumes très-variés, se mirent à pousser des pseudopodes, et restèrent de longues heures en parfaite santé, jusqu'au moment où, la nuit venant, je dus les abandonner, pour les trouver arrondis le lendemain. [1])

Bien plus souvent, nous l'avons dit, le plasma sorti s'enkyste. Il ne le fait pas aussi rapidement qn'un individu trouvé à l'état actif, et qui tourmenté se met en boule; 1 heure après la sortie.

[1]) Comme du reste tous les individus déployés dont j'ai tenté de suivre l'évolution; aucun n'a consenti à rester plus de vingt-quatre heures actif sous le couvre-objet; ils se sont tous enkystés.

on le trouve déjà durci à sa surface, il résiste fortement à la pression, et l'on voit, dans ce cas, se produire sur son pourtour une série de petits chocs, de petites ruptures, comme si une membrane invisible se disloquait sans se rompre dans son ensemble; mais ce n'est pas un kyste, l'enveloppe réelle n'est pas encore formée. Deux heures plus tard, cependant, on trouve une enveloppe, bien nette, et l'on a sous les yeux un nouveau kyste, sur lequel on peut déjà expérimenter comme sur le premier. De nouveau la pression fera sortir le contenu, lequel laissera derrière lui une mince enveloppe cellulosique bien nette, puis s'enkystera à son tour en se recouvrant d'une membrane. J'ai pu aller ainsi, par trois compressions successives, jusqu'à ce que l'on pourrait appeler une troisième génération; mais cette troisième génération n'a pas, à ce qu'il m'a semblé, consenti à former une véritable membrane, et la compression n'a réussi qu'à aplatir fortement l'individu.

Il est très-rare que, dans ces compressions artificielles, le plasma tout entier se répande au dehors; presque toujours au contraire il en reste une proportion assez considérable dans l'intérieur du kyste, et alors, si l'on fait revenir une goutte d'eau sous le couvre-objet, on voit cette masse interne, qui n'est plus comprimée, s'enkyster à l'intérieur du premier kyste; plus tard on pourra comprimer à son tour ce kyste interne, avec le même résultat que dans les expériences dont il vient d'être question plus haut, et l'on aura de la sorte obligé l'organisme à produire trois enveloppes emboitées les unes dans les autres.

Si maintenant, au lieu de kystes, nous cherchons à fragmenter un individu rencontré à l'état d'activité, et que d'un coup brusque nous parvenions à le diviser en un certain nombre de portions détachées, nous verrons peu à peu ces fragments se mettre en boule, et, même très-petits (à partir en tous cas de 8 μ), pousser peu à peu des pseudopodes et se conduire comme des individus normaux. Lorsqu'alors les filaments de deux petits individus viennent par hasard à se toucher, ils se fusionnent, et les deux organismes s'attirent réciproquement pour se souder en un seul. Mais il y a plus encore: souvent, au moment où le coup brusque est donné, il s'opère une désagrégation qui n'est que partielle, et alors on peut avoir sous les yeux: a) les fragments dont nous venons de parler, pourvus de noyaux et de corpuscules verts, qui s'arrondissent pour pousser bientôt des filaments et se conduire comme des individus normaux; b) une masse déchirée, inerte, faite de globules verts, noyaux, boulettes de plasma etc., et qui ne changera plus; c) des traînées en

apparence filamenteuses, inertes aussi, de nature indéterminée, qui pourraient bien représenter les restes d'une pellicule extraordinairement fine, invisible sur le vivant, laquelle comme dans certaines amibes (Amoeba terricola, striata) aurait peut-être enveloppé l'individu; d) des fragments provenant exclusivement de l'ectoplasme, et dont alors l'examen est particulièrement instructif.

Ces fragments en effet, formés d'un plasma incolore qui ne renferme aucun autre élément que les petits grains caractéristiques dont nous avons parlé comme pouvant être les mêmes que les corpuscules en „grains d'avoine", s'arrondissent, et bien vite se mettent en étoile; puis ils donnent naissance à de nombreux pseudopodes (fig. 13), qui deviennent extraordinairement longs, se montrant sous la forme

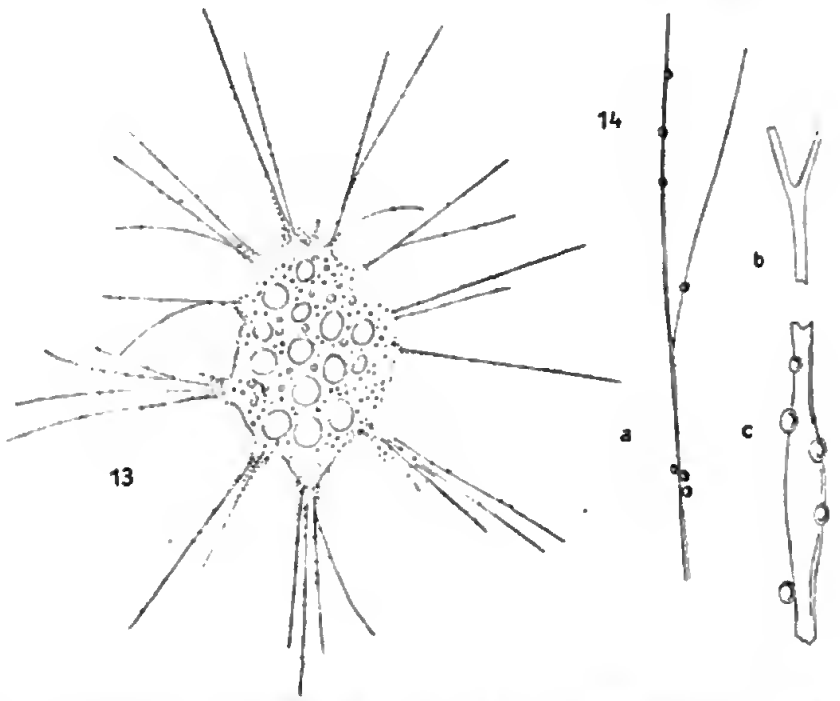


Fig. 13. Fragment d'ectoplasme isolé, et qui s'est reconstitué sous la forme d'un individu étoilé. — 14. a) Un des pseudopodes de cet individu, plus grossi; b) bifurcation de l'un des filaments; c) renflement d'un filament.

de filaments très-minces, pâles, rigides. Ces filaments, le plus souvent droits, mais qui peuvent être courbes, parfois bifurqués ou même ramifiés, sont identiques en somme à ceux qui caractérisent l'individu normal; rigides en apparence, ils peuvent se déplacer lentement tout d'une seule pièce, ou montrer des mouvements de nutation. Leur surface se voit couverte par ci par là de granulations très-nettes.

non pas allongées mais parfaitement rondes, brillantes (fig. 14), et qui se conduisent comme les „grains d'avoine" des individus normaux et déployés. Dans leur ensemble, ces étoiles animées, qui rappelleraient nn petit Héliozoaire incolore, se voient bientôt remplies de vacnoles rondes et de petits grains brillants; elles changent continnellement d'aspect, mais les changements, rapides d'abord, deviennent bientôt très-lents; privés de noyanx et de corpnscules chlorophylliens, ces fragments ne sont probablement pas donés d'une vie bien longue, mais cependant j'en ai conservé nn qni, né à 5 h dn soir, était encore bien vivant et déployé en étoile à 11 heures de la nuit. Dans ce cas spécial, disons-le en passant, il s'était isolé, lors de l'écrasement de la Chlamydomyxa, non pas un, mais deux fragments d'ectoplasme, dont chacun donna nne étoile; puis deux filaments, appartenant chacun à une étoile différente, étant venus à se toucher par leurs extrémités, se sondèrent, s'épaissirent par apport de plasma, pour former nn pont qni se racconrcit tonjonrs plns en s'élargissant, jusqu'à-ce qn'enfin les denx étoiles finirent par se fusionner complètement en nne seule.

Phénomènes de Reproduction.

Nous avons vu qne, dans les circonstances les plus diverses, la Chlamydomyxa montana est snjette à se diviser en deux on plnsieurs fragments qui reconstituent le plus aisément du monde des individus nouveaux, et que, par nn phénomène contraire, des fragments venant par hasard à se rencontrer se fusionnent sans hésitation en nne masse uniqne. Il est plus qne probable que cette fusion se produit facilement ponr des individus tont entiers, car on rencontre fréqnemment des kystes d'un volume relativement considérable, et qni renferment une qnantité de matière vivante donble, triple et quadruple de celle qne l'on reconnaît en général aux individus à l'état actif. La Chlamydomyxa, en fait, présente tons les caractères d'un Plasmode.

Quant à des phénomènes plns spéciaux ayant trait à la reproduction, ils ne sont pas encore connus, et les trois observatenrs qui se sont occnpés dn genre Chlamydomyxa regrettent de ne pas avoir pu constater ces phénomènes, si importants en eux-mêmes et qni senls pent-être anraient pu faire la lumière sur les affinités de cet organisme.

Archer cependant s'est rapproché du but, en constatant dans

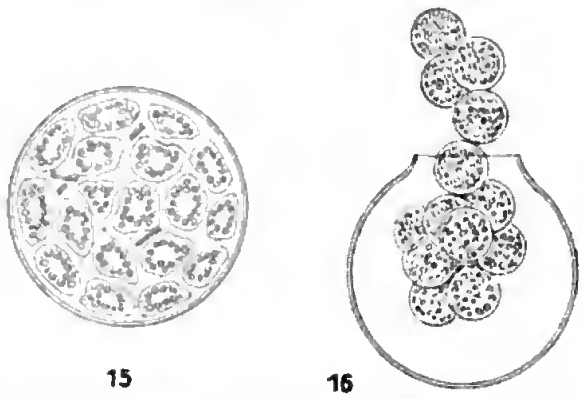
l'intérieur de l'enveloppe générale une fragmentation de l'individu en plusieurs masses séparées. Voici ce que l'auteur anglais dit à ce sujet: „Désireux de trouver quelque indication d'un processus reproducteur, j'ai différé quelque temps la publication de mes notes; mais mes espérances ont été complètement déçues. La seule indication qui pourrait s'y rapporter est la subdivision, que j'ai quelquefois observée, du contenu en un nombre considérable de parties généralement égales; quelquefois aussi on y remarque une variation de taille. Ces parties sont globuleuses, et semblent être d'abord dépourvues de paroi. Conservées quelque temps sur la lamelle elles perdent toute forme et s'affaissent peu à peu; si elles avaient eu une paroi elles ne se seraient pas comportées ainsi. Mais, fidèles à l'idiosyncrasie de cet organisme, à l'état normal chacune de ces boules se forme bientôt une paroi spéciale, et un certain nombre d'individus secondaires, globuleux, lisses, à paroi simple, sont produits dans la cavité de la paroi primaire multilaminée. On a devant soi quelque chose de semblable à l'oogone d'une Saprolégniacée, mais il ne semble pas qu'il y ait aucune analogie entre ces organismes."

Pour mon compte, j'ai pendant toute une année vainement cherché à obtenir quelques indications sur des phénomènes spéciaux ayant trait à la reproduction, et je croyais devoir renoncer à toute espérance, lorsque tout d'un coup, le 13 Mars de cette année, sont nettement apparus ces phénomènes, que j'ai pu dans les jours suivants soit contrôler sur de nouvelles récoltes, soit faire apparaître sur des kystes trouvés dans l'état habituel et isolés dans une goutte d'eau. Les cas observés ont été malheureusement fort peu nombreux. huit en tout, mais dans tous le processus s'est montré identiquement le même, et mes observations, bien qu'encore incomplètes, me paraissent dès aujourd'hui concluantes. Elles gagneraient sans doute à être contrôlées encore, mais depuis le 20 Mars, il ne m'a plus été possible de rencontrer des individus en cours de division; peut-être n'y a-t-il pour ces phénomènes qu'un temps très-bref, qui, dans le cas actuel, n'aurait duré qu'une semaine.

Quoi qu'il en soit, voici comment on peut décrire ces phénomènes, que l'on ne voit jamais se produire que sur des kystes, rarement de volume habituel, plus souvent très-gros. et qui dans ce dernier cas semblent résulter de la fusion préalable de deux ou plusieurs individus:

Dans ces kystes, on voit d'abord le contenu tout entier perdre l'uniformité de sa coloration jaunâtre pour se diviser en taches séparées, d'abord peu distinctes, puis bien nettes. Chacune de ces taches

indique la présence d'un fragment de plasma, d'abord inégal dans son contour (fig. 15), puis régulièrement arrondi, verdâtre ou jaunâtre, mais dont le centre se montre plus clair, comme s'il y avait là une grande lacune ou vacuole, qui en réalité n'existe pas. Cette lacune centrale provient du fait que les corpuscules chlorophylliens se sont surtout répartis dans les régions périphériques de la petite masse ronde; elle doit d'ailleurs sans doute bientôt disparaître, car on ne constate plus sa présence dans les dernières phases de l'évolution du globule.



15 16

Fig. 15. Commencement de la fragmentation du contenu du kyste en embryons. — 16. Les kystes provenant de fragmentation, expulsés au dehors (le kyste ouvert qui renferme les kystes partiels provient d'un individu de faible taille).

Bientôt tous ces fragments se voient très-nettement distincts les uns des autres, parfaitement globuleux, tous de même volume, et par leur ensemble ils figurent à l'intérieur du kyste une masse en forme de mûre. Peu à peu, chaque grain de cette mûre s'entoure d'une enveloppe propre, très-fine, incolore; c'est déjà un petit kyste, qui examiné à part ne diffère du grand kyste maternel que par la taille. En même temps, il faut l'ajouter, toute la masse de ces petits kystes se voit entourée d'une pellicule commune extraordinairement fine, qui les accompagnera au dehors et les retiendra encore quelque temps soudés.

A un moment donné, le grand kyste se déchire,[1]) et la masse des kystes secondaires se répand au dehors (fig. 16); mais le plus souvent une partie de cette masse reste à l'intérieur de l'enveloppe. On a alors devant soi une sorte de grappe formée de globules, au nombre de 20, 30, 40 et plus, suivant la taille primitive du parent. Chaque globule, ou kyste secondaire (fig. 17), vu à part, a environ 18 μ de diamètre, et chacun aussi, examiné après coloration au carmin, se montre muni de deux noyaux, parfaitement identiques à

[1]) Je n'ai pas pu assister à la rupture même du kyste, et j'ai dû me borner à en constater les résultats, qui se sont montrés les mêmes soit sur les individus conservés sous la lamelle, soit sur d'autres, libres dans un verre de montre.

ceux du parent; ces noyaux sont alors excentriques, rapprochés de la périphérie du globule, et opposés l'un à l'autre sur un même méridien. Il ne m'a pas été possible de trouver une signification à ce chiffre de deux noyaux, qui doit être normal puisqu'il s'est montré le même dans tous les cas observés, non plus qu'à cette position particulière de ces noyaux. Peut-être serait-il assez naturel de supposer que cette excentricité soit l'indice d'une division de l'embryon en deux parties, et positivement j'ai cru voir, sur deux embryons, une ligne claire, équatoriale, qui semblait diviser la sphérule en deux moitiés; mais cet indice n'était pas assez net pour que je sois certain de ne pas avoir été victime d'une illusion.

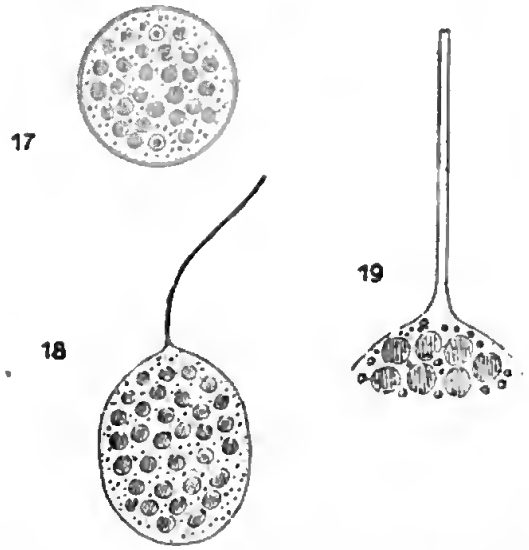


Fig. 17. Un des petits kystes, montrant ses deux noyaux. — 18. Flagellate sorti de son kyste. — 19. Détails du même à la base du flagellum.

Une fois toute cette grappe de petits kystes au dehors, il se passe plusieurs heures encore avant qu'il se produise pour l'oeil la moindre différenciation ultérieure; puis enfin ces petits kystes s'ouvrent en un point, et de chacun sort une sphérule nue, qui après un instant se montre pourvue d'un flagellum (fig. 18).[1]) Le petit flagellate se met alors à nager, en agitant vivement son fouet, et en prenant temporairement, par moments, une forme ovoïde: à sa partie antérieure, l'ectoplasme hyalin est très-faiblement relevé en pointe (fig. 19), et se continue en un flagelle, difficile à voir plutôt à cause de son faible indice de réfraction qu'en raison de sa ténuité même, car il n'est pas particulièrement mince; il est

[1]) Je n'ai malheureusement pas pu constater le moment précis de la libération de l'embryon flagellé; il a fallu me contenter d'étudier les petits organismes déjà libres, courant ou pivotant autour de leur capsule abandonnée; il n'y a d'ailleurs aucun doute que les embryons flagellés proviennent bien des kystes, car la plupart de mes expériences ont été faites sur des grappes isolées sous le porte-objet, et j'ai pu voir à maintes reprises les petits kystes vides, avec des embryons qui y étaient encore attachés.

plutôt court, atteignant à peu près la longneur de l'embryon lui-même. [1])

Le plasma est identique à celni de la Chlamydomyxa adulte, et montre les grains verts ou jaunâtres et les granulations brillantes caractéristiqnes. Qnant anx noyaux, il en existe au moins un; mais il m'est difficile d'exprimer une opinion au sujet de leur nombre normal; il ne m'a été possible d'examiner, après carmin, que très-pen de ces embryons flagellés, et qni tous provenaient d'une seule grappe de kystes et avaient été colorés en même temps, sans que la coloration eût été parfaite. Quelques embryons m'ont paru bien certainement ne plns posséder qn'nn noyau, mais deux ou trois en avaient deux, et l'un même semblait en avoir trois. Peut-être ne serait-il pas impossible qu'une dernière fragmentation se fît à l'intérieur du petit kyste déjà formé, et avant la libération du flagellate, et alors, le chiffre de 2 et même de 3 noyaux dans quelques embryons pourrait s'expliquer sans difficulté; en effet, j'ai remarqué à plnsienrs reprises qne, lorsque les petits flagellates viennent à se rencontrer, ils penvent se fusionner en un seul, ce qui augmenterait naturellement le nombre des noyaux.

L'état d'activité vraiment utile, avec course rapide, dure peu, quelques instants seulement; puis les mouvements deviennent moins vifs; l'organisme se contente de se secouer, de pivoter sur lui-même; le flagelle bat, mais sans que le déplacement de l'individu soit sensible. Ce dernier état est alors de plus longue durée, et j'ai vu des flagelles battre encore 24 heures après la naissance de l'embryon flagellé.

Il ne m'a pas été possible d'aller plus loin dans l'étude de ces jeunes individus, de les voir passer à la phase d'amibes que très-vraisemblablement ils sont destinés à atteindre bien vite; sous la lamelle qui les recouvrait, ils ont toujours péri avant d'en arriver là.

Telles sont les observations que j'ai pu faire sur la fragmentation à l'état enkysté. Existe-t-il encore d'autres phénomènes reproducteurs? C'est possible, et la rencontre éventuelle d'individus extrêmement petits, à corpuscnles colorés minuscules formant par

---

[1]) D'après certains mouvements de ces embryons flagellés, il m'a semblé quelquefois qu'il pourrait y avoir deux fouets; mais je n'en ai jamais réellement aperçu qu'un, et la fig. 19, où se voient les détails de la base du flagellum tels que j'ai pu les distinguer sur un exemplaire passant rapidement sous mes yeux, semblent bien montrer que ce flagelle est unique.

leur réunion une sorte de plaque nettement délimitée, serait de nature à nous le faire croire; mais aucune observation plus précise n'est venue ajouter une probabilité à cette supposition.

Affinités.

ARCHER, constautant quelques traits de ressemblance entre la Chlamydomyxa qu'il avait découverte et les Labyrinthulés, et porté, dans l'ignorance où il était de l'existence de vrais noyaux, à assimiler les corpuscules caractéristiques des pseudopodes aux corps fusiformes nucléés décrits par CIENKOWSKY, se vit amené à rapprocher cet organisme du genre Labyrinthula, tout en y reconnaissant quelques traits de ressemblance avec les Mycétozoaires, et en exprimant l'opinion qu'„en l'absence de connaissances quelconques sur les phénomènes de reproduction dans le sens strict du mot, toute décision sur la nature réelle de la Chlamydomyxa était encore prématurée".

GEDDES est disposé à regarder ce même organisme comme une forme dégénérée des algues Palmellacées, mais en même temps comme suffisamment aberrant pour devoir occuper une place à part, et former le type d'un nouvel ordre, les Chlamydomyxa.

LANKESTER se range à l'opinion de ARCHER, et pense que le plus proche voisiu de la Chlamydomyxa est la Labyrinthula de CIENKOWSKY; il ajoute, également, que les Protozoaires qui eux-mêmes se rapprocheraient le plus de ces deux derniers genres seraient quelques-uns des Mycétozoaires.

Après les considérations qui viennent d'être développées dans le cours de cette étude, et aujourd'hui que nous connaissons soit les noyaux, soit, au moins dans leurs traits généraux, les phénomènes de reproduction, nous pouvons faire un pas en avant, et éloigner d'une assez longue distance la Chlamydomyxa des Labyrinthulés, pour la rapprocher des très près des Mycétozoaires vrais (Euplasmodida de DELAGE, Myxomycètes). Dans ces derniers organismes, nous avons un plasmode, lequel à un certain moment donne naissance à des kystes à paroi cellulosique; à l'intérieur de ces kystes le plasma se divise en autant de kystes partiels qu'il y a de noyaux; de ces kystes partiels sortent alors des petits embryons qui bientôt ponsseront un flagellum; plus tard le flagelle disparaît, et l'on n'a plus que des amibes, qui en se fusionnant les unes avec les autres reproduiront la plasmode primitif.

Dans la Chlamydomyxa, nous avons en définitive également

un plasmode, lequel à un moment donné s'entonre d'une paroi cellnlosiqne; à l'intérieur de ce kyste le plasma se fragmentera tout entier en kystes de second ordre, dont sortiront à leur tour des embryons flagellés. Il y a donc une analogie très-grande entre la Chlamydomyxa et les Myxomycètes en général; dans ces derniers. il est vrai, une partie seulement du plasmode s'enkyste, tandis qu'ici c'est la masse toute entière dn corps qui s'entoure d'une enveloppe, rappelant en cela les Chytridiacées.

En résumé, la Chlamydomyxa constitue un organisme à part, qui par ses corpuscules à chlorophylle, dont la signification est sans nul doute celle d'un chromatophore, et par la présence d'une enveloppe cellnlosique, montre d'une manière bien nette les caractères du règne végétal; et en même temps, par le développement de pseudopodes et par ses phénomènes de locomotion, par la capture de proies abondantes qui serviront à sa nourritnre, cet organisme possède tous les attributs de l'animalité. Pour les botanistes, ce peut être un Myxomycète aberrant, nn myxomycète à chlorophylle et à psendopodes filamenteux; ponr les zoologistes ce pourrait être un rhizopode à chlorophylle et à cellulose; et nous ponvons reproduire ici comme ayant encore leur actualité les conclnsions mêmes de Geddes: „En tout cas, c'est pour ainsi dire un Protiste idéal, qui ne peut être distinctement réclamé ni par un botaniste ni par un zoologiste sans que l'un fasse nne certaine violence à l'antre".

Il me semble, en même temps, qne si la Chlamydomyxa doit être décrite quelqne part comme se rattachant à nne famille organiqne en particulier, c'est dans nne monographie concernant les Myxomycètes qn'elle se trouvera le plus naturellement à sa place.

Résumant enfin en une courte diagnose les caractères principaux de cet organisme, nous pourrons les indiquer comme suit:

Corps de dimensions très-variables, dépassant rarement 50 μ à l'état globuleux, arrivant à 300 μ à l'état déployé; ectoplasme incolore, fourmillant de grains brillants très-petits; pseudopodes filamenteux, rarement bifurqués on anastomosés, à filament mince, flexible et de texture compacte, portant de distance en distance des corpuscules généralement allongés, de 2 μ de longueur. Parfois une on plnsienrs vésicules contractiles, extrêmement paresseuses. Endoplasme coloré par des corpuscules d'un vert jaunâtre, globuleux, de $2^1/_2$ à 3 μ de diamètre. Noyaux nombreux, très-pâles, sphériques, de $2^3/_4$ μ, à nncléole central compact. Souvent l'organisme s'enkyste,

sous une enveloppe de cellulose. Pour la reproduction, le contenu du kyste se divise en autant de portions qu'il y a de fois 2 noyaux; ces portions s'arrondissent et deviennent des kystes secondaires, lesquels une fois libérés par la rupture de l'enveloppe générale, s'ouvrent à leur tour et laissent échapper un embryon muni d'un flagellum.

Genève, Avril 1904.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal des Tracheates.

Par

L. Léger et **O. Duboscq.**

(Avec les Pl. XIII et XIV et 11 figures dans le texte.)

Table des matières.

page

Introduction 336
I. Développement des Stylorhynchus 336
1. Stylorhynchus longicollis F. St. 336
2. Stylorhynchus oblongatus Hamm. 344
II. Les Grégarines de la larve de Tenebrio molitor 351
Etude du Steinina ovalis Stein 352
Gregarina cuneata et Gregarina polymorpha 354
L'intestin de la larve de Tenebrio 355
Développement de G. cuneata 357
Rapports de la Grégarine avec l'épithélium 359
III. Développement des Sténophorides et description de quelques espèces nouvelles 360
La famille des Sténophorides et le genre Stenophora 360
Stenophora iuli (Frantzius) Schneider 363
Stenophora aculeata n. sp. 368
Stenophora polyxeni Léger et Duboscq 370
Stenophora silene n. sp. 371
Stenophora chordenmae n. sp. 372
Stenophora producta n. sp. 375
Conclusions 377
Index bibliographique 380

Introduction.

Nous nons proposons dans ce mémoire d'apporter une nouvelle contribution à la connaissance des premiers stades des Grégarines des Trachéates. Le travail que nous avons publié précédemment (1902) sur le même sujet comprenait l'étude du développement des Grégarinides, des Stylorhynchides, des Actinocéphalides et des Dactylophorides, c'est-à-dire des 4 principales familles de Grégarines parasites des Trachéates. Mais nous avions dû, faute de matériaux, laisser inachevée l'étude du Stylorhynchus et nous n'avions fait que signaler le développement tout particulier des Sténophorides, rattachés jusqu'ici aux Grégarinides. En outre, pendant l'impression de notre premier travail, Berndt (1902) décrivait chez les Gregarina des larves de Tenebrio molitor nn développement fort différent de celui que nous avons observé chez Gregarina acridiornm.

Les résultats surprenants de Berndt nous engagèrent à reprendre la qnestion avec le matériel dont il avait usé et cette étude nons contraignit à reprendre l'étude systématique des diverses Grégarines du Tenebrio. Stein, comme on le verra, les avait fort bien distinguées. Mais les auteurs qui vinrent après lui jetèrent la confusion dans les distinctions spécifiqnes si heureusement établies par ce jndicieux observateur.

Le présent mémoire comprendra donc:

I. Le développement de Stylorhynchus longicollis F. St. et de Stylorhynchus oblongatus Hamm.

II. Le développement de Gregarina cuneata F. St. et une rapide étude spécifique des différentes Grégarines que nous avons rencontrées dans les larves de Tenebrio molitor.

III. Le développement des Stenophora avec la description de quelques espèces nouvelles.

I.

Développement des Stylorhynchus.

(Avec la Pl. XIII.)

1. Stylorhynchus longicollis F. St.

Les travanx de Schneider (1875 b, 1878, 1883, 1884) sur Stylorhynchus longicollis sont connus de tous les spécialistes et nous en rappellerons seulement les conclusions qui nous intéressent.

Le Stylorhynchus longicollis, dit Schneider, effectue, la majeure partie de son développement à l'intérieur d'une cellule épithéliale. Au début, c'est une cellule identique à une Coccidie, pourvue d'abord d'un noyau solide, puis, d'un noyau vésiculeux. La jeune Grégarine est située soit entre le noyau et le plateau, soit entre le noyau et la membrane propre de la cellule parasitée. Cette Coccidie primitive ne correspond qu'à l'épimérite définitif et c'est ce premier segment qui bourgeonne les autres, le noyau émigrant de ce segment dans le deutomérite définitif. La segmentation du corps précède l'émigration du noyau . . . .

Dans notre mémoire précédent (1902), nous avons nié le stade coccidien intracellulaire et nous avons montré que A. Schneider prenait pour jeunes stades de la Grégarine des inclusions mucoïdes à chromatine, forme particulière de dégénérescence cellulaire. Mais que penser des stades plus avancés et en particulier de la curieuse migration du noyau qui, de proximal, devient distal? Nous ne pouvions en décider, puisque nous n'avions pas observé la suite de l'évolution des jeunes stades. Il ne nous en coûte pas d'avouer que cette migration nous paraissait improbable. Observant la formation d'un épimérite, puis l'ébauche d'une constriction qui semblait séparer un protomérite d'un deutomérite, nous écrivions que „dès le stade de 15 *u*, la Grégarine paraît présenter ses caractères définitifs".

Mais les Sporozoaires nous ont appris à nous méfier des apparences, et, malgré les déboires que nous causaient des Blaps récalcitrants, nous continuâmes nos recherches. Elles ne furent pas inutiles puisqu'elles nous montrèrent cette évolution imprévue que nous avons esquissée dans une note préliminaire (1903a) et qu'il importe de décrire en détail.

L'épithélium intestinal du Blaps. — Rappelons d'abord que l'épithélium intestinal de Blaps mucronata Latr. est composé de hautes cellules étroites dont un grand nombre subissent ce que nous avons appelé la dégénérescence mucoïde. Elles se transforment en boules homogènes ou vacuolaires et sont finalement englobées par les cellules qui les remplacent. Dans la planche de A. Schneider (Arch. de Zool. Exp. 2e sér. vol. II pl. I) ces inclusions mucoïdes sont bien représentées avec les caractères que nous leur avons assignés. On y reconnaîtra leur réfringence exprimée par une teinte claire, la présence de vacuoles, toujours absentes dans les jeunes Grégarines (cf. Schneider, fig. 16 et autres) enfin le caractère des karyosomes de dégénérescence, dont la grosseur est indépendante de celle des boules qui les contiennent. Ainsi la fig. 8 de A. Schneider nous montre

une petite boule pourvue d'un karyosome nettement plus volumineux que le karyosome de la grosse boule représentée fig. 16. Les stades coccidiens de A. Schneider ne correspondent donc qu'à une erreur d'interprétation.

Rappelons d'autre part que le plateau en brosse de l'épithélium participe pour son compte au métabolisme actif des cellules. Les différents aspects qu'il revêt témoignent de ses mues fréquentes. Le plus généralement il est composé de deux brosses superposées:

1° Une brosse supérieure surmontée d'une membrane péritrophique et s'appuyant sur une membrane basilaire. Les poils qui la composent sont extrêmement fins et, par endroits, se désagrègent puis se fondent en une cuticule presque homogène comprise entre deux limitantes.

2° Une brosse inférieure faite de bâtonnets irréguliers, moins nombreux et plus courts que les poils supérieurs. En dernière analyse, ces bâtonnets sont des faisceaux de filaments qui, en se séparant et se régularisant, deviendront une brosse de même nature que la première. Ces bâtonnets s'insèrent d'une part sur la membrane basilaire et, inférieurement, sortent du cytoplasme cellulaire dont la zone périphérique se tasse et s'épaissit pour former une nouvelle membrane basilaire. Il n'est pas douteux pour nous que la membrane péritrophique représente la mue d'une brosse; l'intestin du Blaps en fournit une belle démonstration.

L'ensemble du plateau ainsi constitué a une hauteur qui atteint et dépasse même 8 μ. On ne sera donc pas surpris de voir les jeunes stades du Stylorhynchus complètement enfouis dans cette brosse et recouverts en général par la membrane péritrophique.

Evolution du céphalin. — Schneider (1875 b, 1882) a si bien décrit les kystes, les sporocystes et la déhiscence qu'il serait vraiment superflu d'y revenir. Dans notre mémoire précédent (1902) nous avons complété ses observations sur le sporozoïte sorti de la spore. Suivons-le maintenant à partir du moment où il se fixe.

Le sporozoïte, long de 12 à 15 μ, pénètre dans le plateau d'une cellule épithéliale. Le rostre en avant, il traverse la zone des bâtonnets de la brosse inférieure et s'enfonce dans le cytoplasme résistant. Dans certains cas, le rostre seul pénètre dans la cellule et tout le corps en forme de petite olive reste extracellulaire (pl. XIII fig. 2). Nous avons écrit que de ces jeunes formes dérivaient peut-être les céphalins à long cou, mais nous abandonnons complètement cette idée. En général, la partie antérieure du corps s'enfonce dans le cytoplasme à la suite du rostre. Cette pénétration n'est jamais

complète si la partie supérieure de la cellule n'est pas dégénérée ou liquifiée. Et il est très rare qu'elle le soit, car les sporozoïtes recherchent certainement les cellules en bon état et évitent de se fixer sur des cellules vouées à une mort prochaine.

Le sporozoïte fixé allonge d'abord son rostre en une racine hyaline. Bientôt ce rostre se condense en une sphérule colorable rattachée au corps par un pédicule (pl. XIII fig. 1). Par le progrès de la condensation, la sphérule grossit et s'accole au corps, et nous proposons de l'appeler alors épimérite transitoire puisqu'elle semble l'ébauche de l'épimérite définitif et qu'en réalité elle est destinée à disparaître. L'épimérite transitoire est de grosseur variable. Son diamètre est généralement beaucoup moindre que celui du corps de la jeune Grégarine (pl. XIII fig. 3). Quand sa largeur atteint celle du corps, les jeunes Grégarines ont une silhouette de dicystidée (pl. XIII fig. 8, 9, 10). Dans un cas comme dans l'autre, cet épimérite finit par s'atrophier en se flétrissant ou se détachant et on en voit souvent les restes fixés à la partie antérieure des stades qui suivront (pl. XIII fig. 4 et fig. 11).

Quelle est la signification de l'épimérite transitoire? Physiologiquement il doit-être le premier appareil suceur, l'organe absorbant. Morphologiquement, il est comparable — sans être homologue — à l'épimérite définitif. Il disparaît comme s'atrophie ou tombe l'épimérite définitif quand le céphalin devient sporadin. Les Stylorhynchus ont donc la faculté de développer à leur partie antérieure un appareil suceur et de s'en séparer par mutilation au commencement et à la fin de l'évolution du céphalin. Nous avons montré (1902) que ce phénomène de chute et de régénération de l'épimérite se répète à plusieurs reprises dans le cours du développement des Pyxinia. Mais sans doute, cette chute ne se produit qu'une fois pour la plupart des Grégarines, ainsi que cela est connu.

Durant les premiers stades que nous venons de décrire, le noyau du jeune céphalin garde l'aspect d'un noyau de sporozoïte. La chromatine entièrement périphérique constitue à elle seule la membrane nucléaire. D'abord concentrée en un anneau incomplet, elle se sépare bientôt en deux calottes opposées. Puis des grains nombreux s'isolent, pendant que le suc nucléaire perd de plus en plus sa colorabilité. Le karyosome reste unique et grossit peu (pl. XIII fig. 2 et 3).

Nous en étions restés dans notre dernier mémoire à ce stade où la jeune Grégarine a l'apparence d'une tricystidée puisqu'elle est pourvue d'un épimérite transitoire, tandis qu'une constriction

(pl. XIII fig. 11) ou un plissement (pl. XIII fig. 9) divise le corps en 2 parties. Or, fait imprévu, cette petite tricystidée va devenir une monocystidée. Nous ne comparons pas celle-ci à une Coccidie, car elle reste extracellulaire et conserve toujours son orientation et sa silhouette conique qui permettent de distinguer la partie antérieure de la partie postérieure (pl. XIII fig. 4 et 5).

Pour aboutir à cette transformation, l'épimérite transitoire disparaît, les plissements ou constrictions s'effacent, et de nouveaux caractères apparaissent. La membrane externe se développe. Le cytoplasme qui était homogène, perd sa réfringence et se charge de grains entocytiques de deux sortes, des grains achromatiques uniformément distribués et des grains chromatiques localisés dans la région antérieure. La silhouette générale se modifie, la jeune Grégarine prenant d'abord la forme d'un œuf, puis celle d'une gourde ou d'une calebasse (pl. XIII fig. 6).

Enfin, le noyau, qui occupe toujours le centre de figure tant que le plasma reste de structure uniforme dans toute sa masse, descend dans la partie la plus dilatée. Sa structure se modifie. Le karyosome encore unique s'est beaucoup accru en se plaçant au centre. La membrane est devenue achromatique et s'est épaissie, tandis que la chromatine s'est répandue dans tout le noyau en grains bien séparés, sur un réseau de linine.

Plus tard — stade de 12 jours environ — le col de cette petite gourde s'étant dégagé de la partie renflée, un pli se produit délimitant un segment distal d'un segment proximal contenant le noyau. Schneider, qui a très bien vu ce stade, a mis en relief que la segmentation était alors essentiellement extérieure. Elle est due en effet à un pli qui va s'exagérant de sorte que la partie distale se télescope dans la partie renflée, et cet enfoncement détermine un nouveau plissement qui paraît diviser la Grégarine en 3 segments (pl. XIII fig. 7). C'est à ce stade que le karyosome devenu très gros commence à bourgeonner des karyosomes secondaires, qui seront toujours présents dans les stades ultérieurs.

Pendant le stage du noyau dans la partie proximale, une expulsion de chromatine charge le cytoplasme de grains chromatiques qui sont sans doute des grains zymogènes. Le cytoplasme devient ainsi de plus en plus dense dans la partie renflée, siège d'une nutrition intense, tandis que, dans le col, il est plus aqueux et certainement d'une densité moindre. Cette différence de structure explique la nouvelle migration du noyau. Il était devenu proximal pour occuper le centre de figure dans un plasma homogène, maintenant il est

repoussé des régions denses dans la partie la plus liquide du parasite. Car un noyau, dans une Grégarine ainsi que dans toute cellule, est comme une balle dans un milieu visqueux. Il se déplace sous la moindre pression. Ses positions successives ne sont pas plus mystérieuses en fin de compte que les changements de forme et de position des noyaux dans les cellules d'un épithélium quelconque.

Le noyau met un certain temps à effectuer sa migration. Sous la pression qui le repousse, les cloisons du col s'effacent, mais la partie distale semble, durant quelque temps, encore trop étroite pour le contenir (pl. XIII fig. 12) et il n'y pénètre qu'en s'étirant et se déformant. La Grégarine a dès lors deux segments bien caractérisés, mais aucune membrane ne les sépare encore. L'épimérite est définitivement constitué et ne croîtra plus guère. Il se montre formé d'un cytoplasme très dense, amœboïde par toute sa surface en contact avec le cytoplasme de la cellule-hôte (pl. XIII fig. 13 et 14). L'épicyte limitant l'épimérite est encore fort peu différencié. Au contraire, la partie distale de notre parasite est déjà pourvue d'une membrane épaisse, peu perméable, limitant un cytoplasme très liquide, structure expliquant la plasmolyse et les déformations qui se produisent toujours dans ce protodeutomérite, sous l'action des fixateurs (fig. 13 et 14).

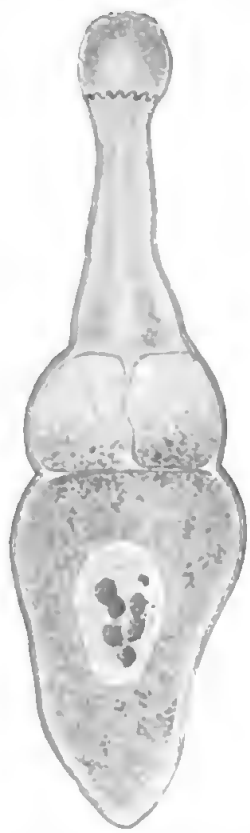


Fig. 1. Jeune céphalin de Stylorhynchus montrant l'organe protomératique. × 1000.

Lorsque les cloisons qui délimitent le protomérite et le deutomérite sont constituées (Grégarines de 50 à 60 μ), on voit apparaître dans le protomérite une formation très particulière qui n'a pas été signalée jusqu'ici. C'est d'abord comme une sorte de canal hyalin rectiligne ou légèrement ondulé à paroi à peine différenciée, très mince, qui occupe à peu près l'axe de ce segment. A ses deux extrémités, le tube s'évase en entonnoir et paraît s'ouvrir ainsi d'une part dans l'épimérite et d'autre part dans le deutomérite, établissant entre ces deux segments une communication indépendante du protomérite (fig. 1 texte).

Cet organe est peut-être destiné à conduire directement au segment nucléé la nourriture soutirée à la cellule parasitée par le

suçoir épiméritique, afin qu'elle y subisse l'action de substances excrétées par le noyau pour devenir assimilable. La présence d'un vague et sinueux trajet, se détachant en clair dans les granulations deutoméritiques et partant de l'ouverture du canal en question pour venir se perdre dans le voisinage du noyau, semble venir à l'appui de cette hypothèse. Et comme d'autre part l'axe de l'épimérite est occupé sur toute sa longueur par une zone plus claire que le pourtour, qui s'avance jusque dans la ventouse où elle s'élargit, le trajet suivi par les substances absorbées serait continu depuis la ventouse jusqu'au noyau.

Dans la suite, lorsque la Grégarine grossit et que l'épimérite s'atrophie peu à peu, le tube intraprotoméritique s'étire, devient rectiligne, en même temps qu'il s'obstrue et se transforme en un cordon fibreux ou en un ligament élastique vivement colorable tendu entre les deux cloisons (fig. 2 texte).

Fig. 2. Protomérite d'un céphalin de Stylorhynchus plus âgé, montrant l'organe protoméritique ligamentoïde.

C'est sous cet aspect qu'on l'observe le plus souvent sur des Grégarines ayant en moyenne 90 μ de longueur. Parfois, mais très rarement, il existe deux et même trois de ces ligaments colorables disposés à peu près parallèlement, ou bien le ligament unique se termine en plusieurs branches sur le septum.

Il nous a paru que cette curieuse formation ne se trouve pas chez toutes les Grégarines bien qu'on considère des individus de taille égale. Il s'agirait alors peut-être d'un caractère sexuel secondaire, hypothèse qui n'est pas facile à vérifier, car cette formation disparait chez toutes les Grégarines adultes après l'atrophie de l'épimérite fonctionnel.

Nous n'insisterons par sur le développement du deutomérite, du protomérite et du col, car nous ne pouvons que confirmer la justesse des observations détaillées de A. Schneider. Signalons seulement, après la différenciation en 3 segments, l'apparition dans le deutomérite de nombreuses sphérules colorables provenant du rejet des plasmosomes nucléaires, et donnant naissance, semble-t-il, aux corpuscules réfringents de paramylon.

Rapports de la Grégarine avec l'épithélium intestinal. — Le Stylorhynchus longicollis durant toute son évolution n'est à aucun moment, complètement entouré par le cytoplasme cellulaire, comme le

serait une Coccidie, et s'il s'enfonce progressivement dans l'épithélium, ce n'est qu'après destruction de la partie supérieure de la cellule qu'il parasite. Cette altération se produit lentement, et au début de sa fixation la jeune Grégarine paraît presque inoffensive. Le plateau de la cellule-hôte reste en bon état. Le cytoplasme seul est déprimé au point d'implantation et un tassement protoplasmique délimite un petit entonnoir contenant le parasite. Souvent la membrane basilaire du plateau est crevée au point de pénétration, sans participer néanmoins à la formation de l'entonnoir. Assez fréquemment aussi, des grains chromatiques bordent en margelle cet entonnoir (pl. XIII fig. 1, 3, 4), grains comparables peut-être au ciment de bordure (Kittleisten).

Avec l'accroissement du parasite, la brosse de la cellule subit une altération qui débute par la zone des bâtonnets ou brosse inférieure. Il en résulte un effondrement de la membrane basilaire, qui, dès lors, prend part à la formation de l'entonnoir (pl. XIII fig. 6, 7). Comme la membrane péritrophique n'est que la mue d'une membrane basilaire, elle sera désormais crevée au niveau de chaque parasite, les mues cuticulaires étant fréquentes chez le Blaps.

Jusqu'ici la partie supérieure de la cellule seule a subi des altérations et le cytoplasme a résisté à l'action du parasite qui se nourrissait à ses dépens. C'est que le développement de cette petite Grégarine s'effectuait lentement. Or, après la formation de l'épimérite, l'accroissement du parasite est très rapide. Ainsi, dans les infections de 12 à 15 jours, on ne rencontre pas de stades ayant dépassé la première migration nucléaire (stades de 18 μ). Au bout de 3 semaines, au contraire, de grands céphalins atteignant 100 à 150 μ sont nombreux. Forcée de nourrir de tels parasites et incapable de suffire à leurs exigences, la cellule tombe malade. Elle subit la dégénérescence aqueuse et son aspect change subitement. Elle devient très claire en se chargeant d'un liquide qui distend les mailles du réseau protoplasmique pendant que toutes les différenciations granulaires disparaissent. Elle se gonfle et se dilate, puis son noyau émigre vers la partie supérieure en subissant comme elle une hypertrophie qui le fait doubler de volume.

Le noyau des cellules normales possède des grains chromatiques petits, nombreux, et distribués sur un réseau très peu visible; le nucléole est très petit ou même absent. Quand il a subi l'hypertrophie, le noyau de la cellule parasitée devient très clair par l'écartement et la raréfaction du réseau de linine, lequel devient très visible. Le nucléole apparaît énorme, bourgeonnant, et les

grains chromatiques se concentrent et s'appliquent sur lui pour concourir à le former (pl. XIII fig. 15, 16).

Cependant l'hypertrophie n'atteint que la moitié supérieure de la cellule. Son pied s'atténue, s'effile, disparaît, et elle perd tout contact avec la basale. Des cellules jeunes la repoussent alors vers la partie supérieure pour la remplacer. Tout d'abord, ces cellules jeunes sont bien distinctes de la cellule hypertrophiée, mais, par la suite, toute limite disparaît et la cellule parasitée fait corps avec une des cellules qui la repoussent; d'où l'image d'une cellule-hôte à deux noyaux dont l'un, situé dans le tiers inférieur, est un noyau jeune, et l'autre, distal et en général collé contre l'épimérite, est atteint d'hypertrophie avec rassemblement nucléolaire.

Il est assez difficile de préciser le mode de mort de la cellule et de son noyau, mais il est certain que l'un et l'autre s'atrophient et disparaissent. Dans certains cas le noyau semble sucé et même phagocyté par l'épimérite et les nombreux grains chromatiques contenus dans les vieux épimérites représentent peut-être des débris de noyaux absorbés.

Le plus souvent pourtant, le noyau persiste longtemps en subissant sur place la karyolyse. D'autres fois, il se ratatine en devenant hyperchromatique comme les noyaux des cellules mucoïdes.

Nous ne pouvons apporter une plus grande précision dans la description de cette involution finale, car l'interprétation des phénomènes est rendue difficile par l'état des cellules voisines souvent elles-mêmes atteintes de dégénérescence, puis repoussées et expulsées en même temps que la cellule parasitée, par les cellules basales destinées à les remplacer.

2. Stylorhynchus oblongatus Hamm.

Schneider (1875 b, 1882) a décrit assez longuement les grands céphalins, les kystes et les spores de Stylorhynchus oblongatus dont Hammerschmidt (1838) avait décrit les sporadins. On n'a aucun renseignement sur la déhiscence des spores et les premiers stades de l'évolution.

Kystes et sporocystes. — Les Olocrates sont très communs le long des côtes du Calvados. Presque chaque Géranium ou Erodium de la dune cache un couple d'Olocrates gibbus Fabr. qui paraissent se nourrir des feuilles de la plante sous laquelle ils s'abritent. En récoltant un assez grand nombre d'Olocrates, on obtient vite quelques kystes de Stylorhynchus oblongatus Hamm. Ces kystes

sont blancs, globuleux et irrégulièrement sphériques. Leur paroi est relevée de mamelons laissant entre eux des alvéoles de forme et de grandeur variées. Mis à mûrir en chambre humide, ils brunissent au bout de quelques jours. La coloration noirâtre n'indique pas à elle seule leur parfaite maturité. Il faut encore attendre près d'une semaine pour que l'enveloppe du kyste se rompe d'elle-même et que les chapelets de sporocystes se déroulent et se détachent comme un peloton qui se délie et se désunit.

Les sporocystes mûrs sont, comme le dit A. Schneider, intensément colorés en brun et trigones, c'est à dire que leur coupe transversale donne un triangle curviligne. Les deux points où se coupent les 3 arêtes et qui déterminent l'axe des sporocystes présentent des renflements ou boutons d'accolement, que A. Schneider interprète comme vides lenticulaires entre sporocystes accolés par deux points déprimés.

Dans le Stylorhynchus de l'Olocrates, les sporocystes mesurent en moyenne 10 μ tandis que Schneider donne seulement 7 μ pour mesure des sporocystes du Stylorhynchus des Opatrum. Comme les kystes provenant d'Opatrum sont plus gros que les kystes d'Olocrates, tandis que leurs sporocystes sont au contraire plus petits, il est à présumer que le Stylorhynchus de l'Olocrates gibbus ne doit pas être rapporté à l'espèce oblongatus Hamm.

Les expériences de déhiscence artificielle semblent également justifier la création d'une nouvelle espèce ou au moins d'une sous-espèce ou race. Voici en effet nos observations.

Déhiscence. — Les sporocystes mûrs du Stylorhynchus parasite d'Olocrates gibbus sont imbibés du suc gastrique d'Olocrates. Au bout de 12 minutes, un certain nombre de sporocystes s'ouvrent à la façon d'un portemonnaie (pl. XIII fig. 17) et les sporozoïtes ne tardent pas à apparaître dans la préparation. Leurs mouvements sont lents et particuliers. Ils adhèrent à la lame par leur partie postérieure et se balancent en se contractant à droite et à gauche, puis, tout d'un coup, ils se déplacent d'une distance de 10 μ ou plus. Ces sporozoïtes ont la forme et la structure des sporozoïtes du Stylorhynchus longicollis, mais leur taille est bien moindre puisqu'ils n'ont que 8 à 9 μ de longueur (pl. XIII fig. 18).

Les sporocystes continuent de s'ouvrir pendant la première heure, toutefois un certain nombre sont encore fermés au bout de 3 et 4 heures. Après quelques heures, les sporozoïtes s'immobilisent et s'agglutinent en amas de 3 à 12. Nous avons déjà observé le même phénomène en étudiant les sporozoïtes du Pterocephalus nobilis Schn.

N'est-il pas dû à la présence d'agglutinines qui, en certains cas, se développeraient dans l'intestin des animaux? Ce serait alors un des modes de résistance des organismes à l'infection des Grégarines.

Si, au lieu de prendre le suc gastrique d'Olocrates, nous prenons le suc gastrique d'*Opatrum sabulosum* L., les sporocystes du *Stylorhynchus* de l'Olocrate ne s'ouvrent plus. Au bout de quelques minutes, on observe bien l'absorption du liquide par la membrane d'enveloppe. Les sporocystes de ratatinés et plissés qu'ils étaient, deviennent discoïdes et tendus. Leurs lignes de déhiscence sont nettes, mais même au bout de plusieurs heures, aucun d'eux n'est ouvert. Cette expérience démontre que le *Stylorhynchus* de l'Olocrates et le *Stylorhynchus* de l'Opatrum sont pour le moins de race différente.

Nous avons également essayé la déhiscence des sporocystes de l'Olocrates avec le suc gastrique du Blaps. Au bout de 7 à 8 minutes quelques sporocystes baillent. Au bout d'une demi-heure, un très grand nombre sont ouverts. Certainement le suc gastrique du Blaps est plus actif que le suc gastrique de l'Olocrates pour déterminer l'ouverture des sporocystes, mais, chose étrange, de ces sporocystes ouverts aucun sporozoïte ne sort. Ils sont immobilisés et peut-être tués par ce suc auquel ils ne sont pas adaptés.

Ces expériences prouvent la spécificité des diastases et l'adaptation étroite des parasites à leur hôte.

Evolution du céphalin. — Nous avons étudié l'évolution du *Stylorhynchus oblongatus* par la méthode des infections artificielles. Il suffit de couvrir un fragment de feuille de Géranium champêtre avec le contenu de 2 ou 3 kystes mûrs, puis de le piquer à un millimètre du sol dans une petite cuvette liégée disposée en chambre humide où l'on enferme un Olocrates dans une demi-obscurité. Le lendemain, feuille et sporocystes sont mangés par notre animal et son intestin débité en coupes, après un laps de temps variable avec les stades à étudier, révèle le succès de l'infection.

L'intestin moyen d'*Olocrates gibbus* rappelle à la fois l'intestin des Dermestides et l'intestin du Blaps. C'est un tube sans diverticules ni annexes, très large à la partie antérieure et se rétrécissant progressivement jusqu'à l'insertion des tubes de Malpighi qui le délimite postérieurement. L'épithélium de la région antérieure est formé de grosses cellules basses, très régulières et généralement en bon état. La région postérieure au contraire, à lumière étroite, montre des cellules hautes, très serrées, piriformes, groupées par bouquets et en grande activité de sécrétion et de rénovation. Les

cryptes de régénération font saillie dans la cavité générale sous forme de papilles proéminentes qui traversent les couches musculaires. Les Grégarines sont particulièrement nombreuses dans la région antérieure et c'est toujours l'épithélium de cette région que nous représentons. Nous ne nous attarderons pas à le décrire minutieusement. Nous y avons revu les différentes formes de dégénérescence mucoïde qu'on rencontre dans l'intestin des Dermestides et des Ténébrionides. L'observateur prévenu ne les prendra pas pour des stades intracellulaires de Grégarines. Signalons la grande régularité du plateau en brosse, formé de poils serrés et réguliers dont la base épaissie constitue l'ébauche d'une membrane basilaire.

L'évolution du Stylorhynchus oblongatus se développant dans cet intestin est, à quelques détails près, la même que celle du Stylorhynchus du Blaps.

Le sporozoïte qui se pique, enfonce son rostre dans la cellule, parfois aussi la partie antérieure de son corps, mais jamais la partie nucléée, si la cellule est en bon état. Le rostre s'allonge en racine, puis se rétracte à son extrémité en épimérite transitoire très chromophile (pl. XIII fig. 19). Il a la forme d'une petite massue parfois sphérique le plus souvent en cupule, ce qui semble indiquer son rôle de petite ventouse aspirant les sucs cellulaires. Les progrès de la rétraction donnent d'abord à l'épimérite une grosseur notable (pl. XIII fig. 20), mais ils amènent finalement sa disparition. La tigelle n'existe plus et l'épimérite finit par n'être plus représenté que par une plaque colorable à l'extrémité de la jeune Grégarine (pl. XIII fig. 21). A ce stade, la jeune Grégarine ne dépasse pas la taille d'un sporozoïte fixé et cependant son évolution dure depuis une semaine. C'est que, durant ces premières phases, elle augmente de volume sans s'accroître en longueur, prenant peu à peu la forme d'une petite olive tronquée à l'extrémité antérieure. La chromatine du noyau est condensée en deux plaques polaires et le karyosome encore petit et excentrique est nettement isolé de la membrane.

Désormais, la jeune Grégarine qui s'enfonce dans la cellule croîtra rapidement. Elle atteindra vite une longueur de 12 à 15 μ (pl. XIII fig. 22, 23) en gardant l'allure d'une monocystidée avec les caractères connus pour ce stade: cytoplasme uniformément granuleux; épicyte bien développé; noyau avec karyosome et membrane achromatique. La migration nucléaire se produit pendant que la jeune Grégarine prend la forme d'une calebasse (pl. XIII fig. 24). Mais alors, la partie distale ou col conserve un diamètre notable

et n'est jamais séparée en segment distinct par un plissement, comme chez Stylorhynchus longicollis.

La différenciation de l'épimérite avec son cytoplasme dense repousse le noyau dans la partie distale plus claire et nous arrivons ainsi à la forme en haltère où l'épimérite est définitivement constitué (pl. XIII fig. 25). Celui-ci est cylindrique; la membrane qui le limite est mince, mais d'un contour très régulier et nous ne retrouvons pas ici la surface gaufrée et amœboïde de l'épimérite du Stylorhynchus longicollis. Dans les stades suivants, il s'effilera vers l'extrémité pour se renfler à la base et prendre la forme d'un gland (pl. XIII fig. 27). La partie extracellulaire de la Grégarine se développe très rapidement après la différenciation de l'épimérite. Un septum sépare le deutomérite nucléé du protomérite, puis le col qui reste court se différencie ensuite et est caractérisé, comme chez Stylorhynchus longicollis, par les lanières très serrées de l'épicyte, séparées les unes des autres par de profonds sillons. Ces lanières s'arrêtent brusquement au niveau de la base de l'épimérite, qui est comme enchâssé dans la couronne ainsi formée.

Le noyau du parasite évolue parallèlement. Le karyosome devenu très gros (pl. XIII fig. 26) est formé d'une masse centrale homogène acidophile, creusée de quelques vacuoles claires et d'une couche corticale peu épaisse contenant de nombreux grains de chromatine. Du karyosome se détachent alors 2 sortes de grains: 1° des grains basophiles qui sont toujours petits et proviennent de la couche corticale; 2° des sphérules safranophiles et acidophiles qui proviennent par bourgeonnement de la partie centrale et sont beaucoup plus grosses que les grains basophiles. Ces sphérules ne doivent pas être confondues avec les nucléoles multiples des grands céphalins. Le karyosome reste très longtemps unique et sphérique, puis il s'allonge, se segmente et les karyosomes secondaires ainsi formés ont la structure du karyosome primaire (pl. XIII fig. 28). Les grains et sphérules détachés du karyosome émigrent finalement dans le cytoplasme. Ces phénomènes d'émission nucléaire sont d'ailleurs connus aussi bien chez les Grégarines (Marshall [1893], Berndt [1902] etc.) que chez les Coccidies (Siedlecki [1899]).

Comme on vient de le voir, l'évolution de Stylorhynchus oblongatus Hamm. est encore plus nettement extracellulaire que celle de Stylorhynchus longicollis F. St. Nous devons dire cependant que, dans certaines conditions, de véritables sporozoïtes sont intracellulaires. Pour nos représentations de l'évolution normale,

nous avons dû rejeter les cas où l'intestin avait souffert et où des sporozoïtes étaient fixés sur des cellules séniles. Or, lorsque le plateau de la cellule est détruit ou en mue (formation de la membrane péritrophique), quand la surface de la cellule épithéliale est vacuolisée et détériorée, les sporozoïtes s'enfoncent profondément dans la cellule. Ils cherchent pour ainsi dire, un cytoplasme sain et résistant où ils puissent assurer leur fixation. Ces sporozoïtes intracellulaires, assez fréquents dans les intestins en remaniement, ne se rencontrent jamais dans les cellules dont le plateau est intact. Ils ne prouvent donc rien contre l'évolution que nous avons décrite, puisque fixés sur les cellules malades, ils ont toute chance d'être rejetés avant d'avoir terminé leur accroissement. Il va sans dire que ces graves altérations cellulaires ne peuvent être l'œuvre des sporozoïtes et nous le démontrerons par l'étude des réactions de la cellule-hôte.

Réactions de la cellule-hôte. — Les réactions des cellules parasitées ne sont jamais intenses et nous n'avons jamais vu les cellules épithéliales détruites même par les plus grands céphalins. Un sporozoïte qui vient de se fixer sur une cellule ne l'altère guère aux premiers moments. Il provoque tout au plus, au point d'implantation, une légère dépression. Le cytoplasme se tasse autour de lui, tandis que les cils qui l'environnent s'allongent en se liquéfiant; mais la plus grande partie du plateau reste intacte.

Ce n'est que plus tard, après la disparition de l'épimérite primitif, que la cellule se montrera sensible à l'action du parasite. Alors son sommet se retrécit et se rétracte, sa base hypertrophiée s'élargit et la cellule tout entière prend une forme conique qui provoque l'inclinaison des cellules voisines (pl. XIII fig. 21 et 22). La même réaction peut apparaître dès le début de la fixation si plusieurs sporozoïtes s'implantent ensemble sur une même cellule (pl. XIII fig. 19). L'altération semble donc due à l'action débilitante exercée par les parasites qui se nourrissent des sucs cellulaires.

Cette hypertrophie déformante est toujours précédée de la chute du plateau en brosse, mais le noyau reste inaltéré. Sa forme seule est changée ainsi que son orientation, toujours déterminée par les pressions qu'il supporte. Les conditions d'équilibre n'étant plus les mêmes, on le voit tantôt sphérique tantôt et le plus souvent ellipsoïdal comme auparavant, mais en prenant l'orientation commandée par la nouvelle forme de la cellule; son grand axe, de perpendiculaire qu'il était, devient parallèle à la basale (pl. XIII fig. 19 et 21). Par la suite, ces phénomènes deviennent plus saillants; des vacuoles

se produisent dans les cellules parasitées et peut-être leur formation facilite-t-elle la pénétration de l'épimérite.

L'enfoncement progressif d'un gros épimérite pourrait faire présumer des détériorations graves. Il n'en est rien. La cellule est seulement un peu plus hypertrophiée. Le noyau reste normal. Le plus généralement, il refoule l'épimérite et lui imprime une direction oblique (pl. XIII fig. 26). C'est qu'il oppose plus de résistance à l'épimérite qu'il n'en subit de compression. Cependant, il reste souvent accolé à l'épimérite et de ce fait s'aplatit ou s'excave au point de contact. La déformation n'est pas purement mécanique: on la constate sur des noyaux qui ne sont pas acculés contre une paroi cellulaire (pl. XIII fig. 23 et 26). L'épimérite semble attirer le noyau qui tend lui-même à englober l'épimérite.

Dans quelques cas très rares, le noyau s'atrophie (pl. XIII fig. 25). On observe plus communément une légère hypertrophie et surtout des amitoses curieuses.

Nous venons de dire que le noyau était attiré par l'épimérite. S'il s'accole à l'extrémité de l'épimérite en s'excavant, on comprend qu'avec le développement de l'épimérite, le noyau de plus en plus creusé, finira par être perforé, et même fragmenté. C'est ce qui arrive et nous avons observé la production d'amitoses par cet étrange processus. Le noyau est d'abord creusé en son centre sans altération de la membrane et, à la suite de cette perforation, plusieurs noyaux secondaires se détachent et en s'isolant peuvent prendre une forme sphérique (pl. XIII fig. 27). Ces cellules parasitées qui sont plurinucléées, ont des analogies avec les cryptes puisqu'elles sont rétractées. Nous nous demandons maintenant s'il ne faut point attribuer le même mode de formation aux cryptes pathologiques qui coiffent Gregarina Davini Léger et Duboscq, et dont nous (1899) avons donné une tout autre explication.

En résumé, les deux espèces de Stylorhynchus nous ont fourni des résultats concordants, en nous montrant un développement du céphalin presque identique. Nous pouvons en résumer ainsi les diverses phases:

I. Le sporozoïte, pourvu d'un noyau à suc colorable, à chromatine en anneau ouvert, enfonce la partie antérieure de son corps dans le cytoplasme d'une cellule intestinale, tandis que la partie postérieure contenant le noyau reste extracellulaire. Le rostre s'allonge d'abord en une racine, pendant que le corps se renfle (pl. XIII fig. 19).

II. Le rostre allongé se condense en une sphérule ou cupule, qui constitue l'épimérite transitoire. Noyau à calottes chromatiques polaires et à petit karyosome excentrique (pl. XIII fig. 19).

III. L'épimérite transitoire disparaît et la jeune Grégarine prend la forme d'une petite olive. Noyau à grains chromatiques périphériques et à petit karyosome excentrique (pl. XIII fig. 22).

IV. La Grégarine devient une monocystidée en forme de calebasse. Epicyte bien visible. Cytoplasme granuleux. Le noyau à membrane achromatique et à gros karyosome central devient proximal (1re migration nucléaire) (pl. XIII fig. 24).

V. Séparation d'un épimérite à cytoplasme dense et à épicyte mince et d'un protodeutomérite à cytoplasme clair et épicyte épais. Le noyau, à gros karyosome bourgeonnant, retourne dans ce protodeutomérite distal (2e migration nucléaire) (pl. XIII fig. 25).

VI. La partie extracellulaire prend un développement considérable. Un septum délimite le protomérite et le deutomérite contenant le noyau à karyosomes nombreux (pl. XIII fig. 26).

VII. Formation du col aux dépens du protomérite. Apparition dans le deutomérite des sphérules de paramylon. Le céphalin est définitivement constitué (pl. XIII fig. 27).

II.

Les Grégarines de la larve de Tenebrio molitor.

Nous avons rencontré dans les larves du Tenebrio molitor au moins 3 Grégarines bien distinctes qui correspondent exactement aux 3 espèces distinguées par Stein dès 1848. A savoir: deux espèces de Clepsidrines, Gregarina cuneata F. St. et Gregarina polymorpha Hamm. et une Grégarine que Stein regardait comme un Stylorhynchus et désignait sous le nom de Styl. ovalis. Nous montrerons tout à l'heure que cette espèce n'est pas un Stylorhynque, mais un Actinocéphalide que son appareil de fixation et son mode de développement rapprochent des Pyxinia. Mais comme ses sporocystes sont absolument différents de ceux des Pyxinia et que, en outre, son épimérite diffère de celui de tous les autres Actinocéphalides connus, force nous est de créer pour cette forme un genre nouveau et nous l'appellerons Steinina ovalis F. St. Nous donnons ici une courte étude de cette espèce dont le développement et les sporocystes étaient restés jusqu'ici inconnus.

Étude du Steinina ovalis F. St.

Bien que Stein (1848) ait donné de cette Grégarine une description très exacte qui la séparait nettement des Clepsidrines du même hôte, bien que Frantzius qui tout d'abord (1846) l'avait confondue, ainsi que Hammerschmidt (1838), avec ces dernières, se soit rallié ensuite (1848) à l'opinion de Stein, A. Schneider (1875 b) interpréta le Styl. ovalis de Stein comme la forme jeune de Gregarina polymorpha et crut devoir ramener à une seule espèce les 3 Grégarines différentes du Tenebrio. Il les réunit sous l'appellation de Clepsidrina (= Gregarina) polymorpha dont il distinguait par contre 4 variétés.

Quelques années plus tard, Bütschli (1882) dans son Protozoa ne se montre pas convaincu par les arguments de Schneider et soutient, mais sans apporter de preuves, que le Styl. ovalis de Stein est bien une espèce autonome.

Enfin Berndt (1902), dans une étude récente, n'a pas su non plus distinguer le Styl. ovalis des autres Clepsidrines du Tenebrio et le considère avec Schneider comme le céphalin de G. polymorpha. L'étude du développement et la forme des spores ne nous laissent aucun doute sur l'autonomie de cette Grégarine pour laquelle nous avons créé le genre Steinina dont voici la diagnose.

Genre Steinina. — Polycystidée de la famille des Actinocéphalides, caractérisée par un épimérite constitué d'abord par un court prolongement digitiforme et mobile et plus tard par un bouton aplati. Développement à phases fixées pouvant alterner avec des phases libres. Kystes sans sporoductes, à sporocystes biconiques fortement ventrus.

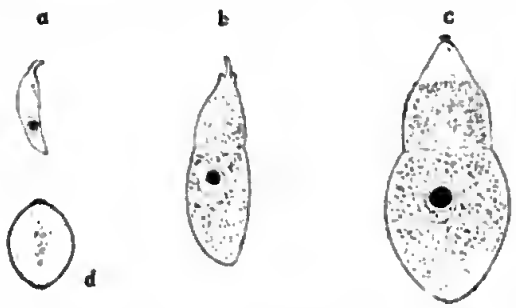


Fig. 3. Steinina ovalis F. St.; a) sporozoïte intestinal, b) jeune Grégarine errante, c) sporadin, d) sporocyste. Gross.: a à c × 500; d × 1200.

Actuellement, une espèce connue: Steinina ovalis Stein. Sporadins solitaires à deutomérite renflé (fig. 3 texte). Accouplement s'effectuant seulement au moment de l'enkystement. Kystes sphériques ou ovoïdes de 100 μ environ, sans sporoductes, déhiscents par simple rupture. Sporocystes ovoïdes biconiques, fortement ventrus, parfois presque sphériques, de 9 μ sur 7,5 μ (d fig. 3 texte).

Habitat: Intestin de la larve de Tenebrio molitor L.

Le développement de Steinina ovalis rappelle beaucoup celui des Pyxinia que nous avons fait connaître dans un travail antérieur (1902). Les sporozoïtes (a fig. 3 texte), d'abord errants, montrent en avant un rostre très mobile au moyen duquel ils se fixent à l'épithélium, puis grossissent pour devenir de jeunes Grégarines ovoïdes allongées, montrant bientôt les premières traces d'un septum (b fig. 3 texte). Comme les Pyxinia, les jeunes Steinina ont la faculté de quitter l'épithélium temporairement pour se refixer ensuite et cela jusqu'à un stade très avancé de leur développement puisqu'on trouve des Grégarines libres, longues de 30 μ, qui ont encore un rostre mobile. Mais à partir d'une certaine taille (ordinairement 50 μ) la Grégarine reste désormais fixée jusqu'au moment où elle passe définitivement au stade de sporadin.

Dès que la fixation devient définitive, le rostre mobile (a fig. 4 texte) planté dans la cellule, commence à se modifier. Il perd sa mobilité et se raccourcit en s'épaississant pour se transformer d'abord

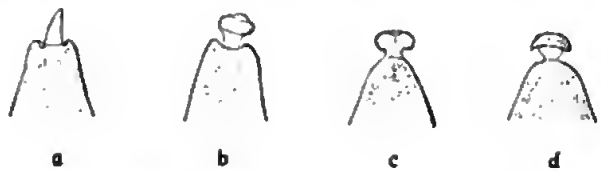


Fig. 4. a, b, c, d transformations successives de l'épimérite au cours du développement du Steinina ovalis F. Sr. × 1200.

en une sorte de cupule évasée comme une ventouse (b fig. 4 texte). Puis, lorsque le céphalin a atteint à peu près sa taille maximum, la ventouse se flétrit à son tour, devient subglobuleuse (c fig. 4 texte) et infléchit ses bords pour se transformer en une sorte de petit chapeau (d fig. 4 texte) qui est finalement abandonné pendant la phase libre de sporadin précédant de peu la conjugaison.

Au stade de sporadin bien développé, la Grégarine atteint 100 μ environ. Elle a une forme assez massive due à son deutomérite court, ovoïde, surmonté d'un protomérite cylindrique que termine un col conique plus ou moins allongé suivant les individus et portant encore quelque temps à son sommet l'appareil de fixation flétri (fig. 3 texte).

Dans le col, le cytoplasme est si finement granuleux qu'il paraît homogène à un faible grossissement. Dans le protomérite et le deutomérite il renferme par contre de nombreux grains de réserve. Le noyau est sphérique avec une membrane chromatique, un énorme karyosome et un réseau achromatique portant les grains de chromatine

souvent disposés en chapelets. Nous avons observé assez souvent des individns chez lesquels le noyau était resté inclus dans le protomérite. L'épicyte est strié longitudinalement; le sarcocyte bien visible dans le protomérite est indistinct dans le dentomérite; enfin, il existe de fines stries myocytiques transversales.

L'accouplement, qui se produit de bonne heure après la chute de l'épimérite, n'est pas précédé d'une conjonction des protomérites comme cela a lieu chez Stylorhynchus et chez beauconp d'autres Grégarines. Deux individus après s'être tâtés par leur extrémité antérieure, s'accolent latéralement d'abord par leur protomérite, puis se frottent l'un contre l'autre en tournant. En même temps ils secrètent la paroi kystique dans laquelle ils se trouvent finalement renfermés.

Les kystes sont subsphériques, sans ornementation à leur surface, et à zone mucilagineuse presque nulle.

On observe souvent des kystes renfermant un seul individu, mais ils sont voués à la dégénérescence.

Les kystes normaux cultivés en chambre humide donnent au bout de 5 à 6 jours de nombreux sporocystes plongés dans un résidu granuleux non individualisé et qui sont mis en liberté à leur maturité par simple rupture du tégument.

Les sporocystes sont ovoïdes, biconiques, ventrus. L'épisporocyste est étroitement appliqué sur la paroi interne épaisse et montre aux deux pôles une petite saillie, sorte de bouton en cône très surbaissé (d fig. 3 texte). Leurs dimensions sont de 9 $\mu \times 7\ \mu$ 50. A leur intérieur, ils montrent les sporozoïtes gros et relativement courts, étroitement pressés avec quelques fines granulations résiduelles centrales.

Gregarina cuneata et Gregarina polymorpha.

Les deux autres Grégarines que nous avons observées dans les larves de Tenebrio molitor L. appartiennent toutes les deux au genre Gregarina, mais représentent deux espèces bien différentes déjà distinguées d'ailleurs par Stein. Ce sont Gregarina cuneata F. St. bien caractérisée à l'état adulte par son protomérite dilaté au sommet et son deutomérite élargi postérieurement (fig. 5 texte) et Gregarina polymorpha Hamm. dont le protomérite est arrondi au sommet et le deutomérite sensiblement d'égale largeur sur toute son étendue (fig. 6 texte).[1])

[1]) Nous ne voulons pas discuter ici la valeur des variétés distinguées par A. Schneider dans les Clepsidrines de Tenebrio, non plus que celle des espèces de

Tandis que les larves de Tenebrio molitor recueillies à Caen hébergeaient des Gregarina cuneata, celles de Grenoble ne montraient au contraire que Gregarina polymorpha. Par contre, Steinina ovalis se rencontrait à la fois dans les deux régions, ce qui nous porte à penser qu'il constitue le parasite primaire de l'hôte en question, les deux espèces de Clepsidrines étant des parasites secondaires c'est-à-dire d'acquisition plus récente et dont l'aire de répartition est par cela même plus localisée. (Pour cette question, v. Léger 1896.)

Fig. 5. Jeune couple de Gregarina cuneata F. St. × 100.

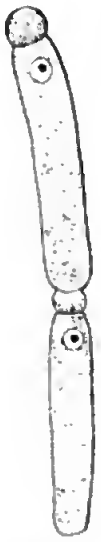


Fig. 6. Jeune couple de Gregarina polymorpha Hamm. × 100.

Pour l'historique spécial du développement des Grégarinides, nous renvoyons à notre précédent mémoire sur le sujet (1902) rappelant seulement que Berndt (1902) qui a récemment étudié le développement des Grégarines du Tenebrio, signale chez Gregarina cuneata des stades de début globuleux entièrement intracellulaires et en outre chez Gregarina polymorpha de jeunes stades ovoïdes à 2 ou 3 noyaux.

Le développement de ces deux espèces de Grégarines que nous avons rencontrées chez Tenebrio s'effectue, comme celui des autres Tricystidées des Trachéates, au niveau du plateau des cellules épithéliales et, comme il est sensiblement identique pour les deux espèces, nous envisagerons seulement ici celui de Gregarina cuneata. Auparavant, il sera utile de dire quelques mots de l'épithélium intestinal de la larve de Tenebrio molitor, bien que nous en possédions déjà de bonnes descriptions dues à Frenzel (1882), Rengel (1897) et Biedermann (1898).

L'intestin de la larve de Tenebrio. — Les travaux de ces auteurs ont montré que dans la larve de Tenebrio, il n'existait pas de cryptes

---

Berndt. Ce serait en dehors de l'objet de notre étude. Mais les considérations de ces auteurs sont forcément entachées d'erreur puisqu'ils ont l'un et l'autre confondu le Steinina ovalis avec des stades de développement de leurs Grégarines.

de régénération et que l'épithélium intestinal était formé de deux couches: une couche profonde de petites cellules très colorables répandues uniformément sur une basale très épaisse, la couche germinative, et une couche superficielle de très hautes cellules représentant l'épithélium adulte et limitant la lumière intestinale. Ces cellules seules nous intéressent, puisque les cellules basales ne peuvent être parasitées. On connaît leur plateau en brosse bien décrit par Frenzel, leur noyau avec ses cristalloïdes, puis la présence à côté des cellules adultes, de cellules particulières comme infiltrées de mucus, et que Frenzel appelle cellules caliciformes, mot si impropre que Rengel, l'entendant au sens étroit, déclare ne pas les avoir retrouvées. Ces cellules existent pourtant chez Tenebrio ainsi que chez le Blaps où nous les avons décrites comme cellules en dégénérescence par infiltration mucoïde.

Les inclusions du cytoplasme n'ont été vraiment étudiées que par Biedermann. Frenzel parle en une ligne d'inclusions sphéruleuses et vacuolaires qui sont peut-être des produits artificiels, et Rengel dit seulement: „Le protoplasme des cellules adultes contient selon l'état de la nutrition un plus ou moins grand nombre d'inclusions sphéruleuses." Ni Frenzel, ni Rengel n'ont vu de cristalloïdes dans le cytoplasme.

Les enclaves cytoplasmiques peuvent être classées en 2 catégories: les cristalloïdes et les boules mucoïdes. Les cristalloïdes décrits par Biedermann dans le cytoplasme se présentent comme des bâtonnets courts ou des plaquettes analogues aux cristalloïdes intranucléaires. Ils sont contenus dans des vacuoles ou dans des boules mucoïdes. Mais il existe en outre dans certains intestins, des cristalloïdes en aiguille ou en fer de lance très effilés, souvent recourbés et très voisins de ceux que nous avons décrits dans l'intestin des Blaps. Nous les représentons ici (*g*, *h*, *i* fig. 7 texte) et nous ne croyons pas qu'on puisse les confondre avec des sporozoïtes dont la forme, la structure et la situation sont différentes.

Les inclusions sphéruleuses pourraient, au contraire, être prises, là comme ailleurs, pour des stades coccidiens intracellulaires de Grégarines; Biedermann qui ne les a guère étudiées que sur le frais, les classe en grains, grumeaux et boules, d'après leur taille et leur forme. Dans les boules, il reconnaît des enclaves secondaires représentant sans doute les grains chromatiques qu'elles contiennent parfois. Et en effet chez le Tenebrio, nous avons revu (*a* et *b* fig. 7 texte) la plupart des aspects que peuvent revêtir les boules mucoïdes avec ou sans chromatine, telles que nous les avons décrites

à plusieurs reprises. Boules homogènes ou vacuolaires, sphériques ou ovoïdes, isolées ou accolées et contenant soit des grains, soit des karyosomes, soit des pseudonoyaux, certaines de ces formes simulant tellement des sporozoaires que les spécialistes les plus avisés s'y sont mépris. C'est sans doute une méprise pareille que Berndt a commise dans la description de ses jeunes stades à 2 et 3 noyaux de Gregarina polymorpha. Retenons d'ailleurs son aveu. Il attribue en partie son insuccès dans la recherche de la multiplication endogène, à la ressemblance qu'ont des cellules épithéliales en dégénérescence avec de jeunes Grégarines. On peut les distinguer pourtant et l'observateur averti reconnaîtra bien vite que tous les stades de l'évolution d'une Clepsidrine sont situés au niveau du plateau des cellules épithéliales ainsi que nous le montrerons maintenant.

Développement de Gregarina cuneata F. Stein. — Les kystes de Gregarina cuneata sont à peu près sphériques, de 240 μ de diamètre en moyenne, et pourvus d'une large zone mucilagineuse. Ils émettent à la maturité, au moyen de sporoductes nombreux et très longs, épars à leur surface, de longs chapelets de sporocystes. Les sporocystes sont doliformes comme ceux des autres Gregarina mais relativement larges, 5 μ 70 $\times$ 4 μ. A leur intérieur, les sporozoïtes, semblables à ceux de Gregarina acridiorum que nous avons décrits dans un travail antérieur (1902), sont étroitement tassés. Nous n'avons pas provoqué la déhiscence artificielle, d'ailleurs sans intérêt pour nous puisque nous avons déjà étudié en détail ce phénomène chez Gregarina acridiorum et Gregarina Munieri, mais nous avons suivi le développement du sporozoïte depuis sa fixation jusqu'à la jeune Grégarine à 3 segments.

Fixé, le sporozoïte est un petit vermicule planté plus ou moins profondément dans la cellule épithéliale et dont le tiers à peine renfermant le noyau fait saillie au-dessus de la membrane basilaire du plateau, les poils de la brosse le dépassant de beaucoup. Il mesure environ 7 μ. Son corps cylindrique, effilé, est atténué en rostre à l'extrémité antérieure. Son noyau d'abord subpostérieur se compose d'un karyosome et d'un arc chromatique (*a* fig. 7 texte).

Bientôt le sporozoïte devient plus massif. La partie intracellulaire grossit rapidement et devient globuleuse, tandis que la partie extracellulaire ne s'accroît que très peu, ce qui donne au jeune parasite l'aspect d'olive ou de poire (*c* et *d* fig. 7 texte). Souvent on constate en même temps un mouvement de migration du noyau qui quitte la portion extracellulaire pour gagner la portion intra-

cellulaire renflée, stade qui rappelle tont à fait les Stylorhynchus (*f* fig. 7 texte). Dans certains cas même la portion extracellulaire n'est plns représentée qne par une légère saillie à la surface dn platean parasité, ce qui donne l'illusion d'nn stade coccidien presque complètement intracellulaire (*e* fig. 7 texte). Pendant ce temps, le noyau s'est modifié par disparition de l'arcade chromatiqne et constitution d'un karyosome uniqne, sphériqne, plongé dans un suc nncléaire clair (*c* à *f* fig. 7 texte). Puis la portion extracellulaire va grossir à son tour et le noyau va s'y rendre de nouveau et l'occuper presque en entier (*g* fig. 7 texte).

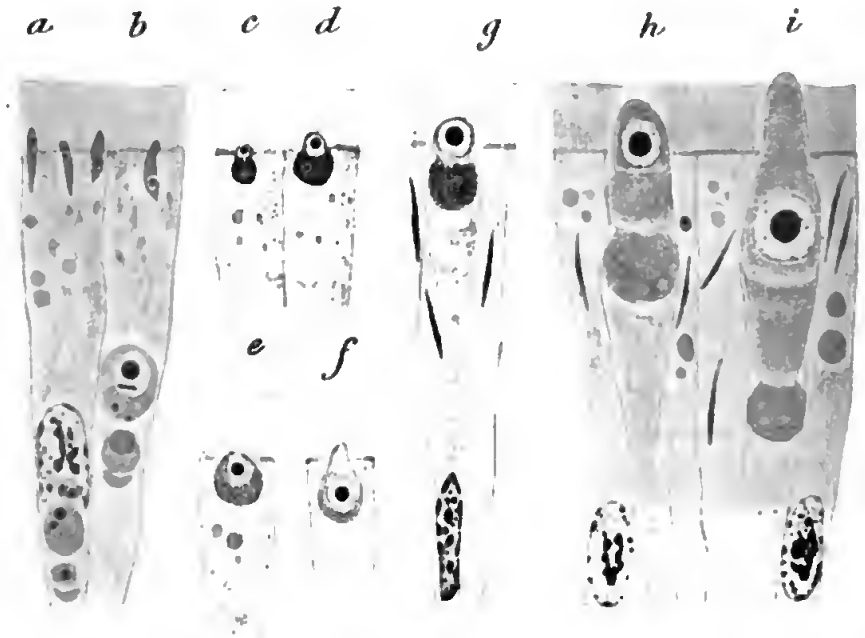


Fig. 7. Développement de Gregarina cnneata F. St. et cellules de l'épithélium intestinal de la larve de Tenebrio molitor L. × 1200.

Il y a ainsi, comme chez Stylorhynchus, nne deuxième migration du noyau vers la portion distale de la Grégarine. Mais nons croyons que ces deux migrations nucléaires ne sont pas ici nn stade nécessaire du développement. Car nons avons observé des séries de développement dans lesquelles la jenne Grégarine passe directement du stade *d* au stade *g* (fig. 7 texte) sans migration nncléaire. Chez d'autres individus, par contre, la première migration nucléaire est très précoce et s'effectue alors que la jenne Grégarine a encore la forme de sporozoïte (*b* fig. 7 texte).

A partir du stade représenté en *g* (fig. 7 texte) la jeune Gré-

garine possède 2 segmeuts: un épimérite gros à cytoplasme dense, colorable, qui est déjà l'épimérite définitif et s'accroîtra peu, et un protodeutomérite occupé presque entièremeut par le noyau, qui est pourvu d'un gros karyosome et de quelques graius chromatiques. Le protodeutomérite, après un développement rapide, se divise eu 2 segmeuts, et le uoyau restant distal se trouve naturellement dans le deutomérite. La Grégarine acquiert aiusi la morphologie définitive du céphaliu (*h*, *i* fig. 7 texte). Parfois, mais rarement, ou observe des adultes daus lesquels le noyau est resté inclus daus le protomérite.

Si uous comparons ce développement de Gregarina cuneata au développement des autres Gregariua, nous coustatons que la plupart de ses stades étaient connus, mais d'uue façon fragmeutaire. Le sporozoïte qui vient de se fixer n'a pas été vu, mais sa première transformatiou correspond saus doute au jeune stade de Clepsidrina (= Gregarina) blattarum représenté par Cuénot (1901 pl. XX fig. 30). Nous avious décrit (1902) les stades qui suivent (*c*, *d*) chez Clepsidrina (= Gregarina) acridiorum Léger. Le stade arroudi qu'on peut appeler le stade pseudococcidien avait été fort bieu représenté par Marshall (1893) chez Clepsidrina (= Gregarina) blattarum. Notons que Marshall dessinait ce stade presque complètement extracellulaire et l'interprétait comme le début de la fixatiou sur la cellule épithéliale, croyant que le sporozoïte s'arroudissait avant de s'implanter sur la cellule-hôte. Quant à la migration nucléaire, Berndt (1902) est le seul qui semble l'avoir observée chez les Clepsidrines. Cependant Schneider (1892) l'avait considérée comme probable et Caullery et Mesnil (1901) la croyaient établie. Que ce stade ait passé inaperçu, uous n'eu sommes pas surpris, car il est excessivement rare, si rare que nous avons de bonnes raisons de croire qu'il est inconstant. Et en effet si ce stade dure longtemps chez Stylorhynchus longicollis où Schneider l'a découvert, il est déjà fugace chez Stylorhynchus oblongatus et il n'existe ni chez Pyxinia ni chez Pterocephalus, ce qui nous porte à admettre qu'il n'est pas uécessaire et peut manquer chez les Clepsidrines.

Rapports de la Grégarine avec l'épithélium. — Durant toute sou évolution, Gregarina cuneata occupe le sommet de la cellule qu'elle parasite. Elle est toujours en coutact avec le plateau cellulaire qui ne moutre d'abord aucune réaction. La brosse se maintient sans altération jusqu'au stade pseudococcidien, et c'est seulement à partir du stade de 7 à 8 μ que le plateau s'effondre taudis que la brosse disparaît. Alors la cellule continue à s'altérer et la Grégarine

s'enfonce dans l'épithélium après avoir détruit la partie supérieure de la cellule parasitée (*g*, *h*, *i* fig. 7 texte). La cellule montre alors souvent l'infiltration mucoïde, mais ses altérations sont inconstantes, et comme beaucoup de cellules non parasitées subissent des altérations pareilles, nous devons être très réservés sur leur interprétation.

Le fait à retenir, c'est que, de toutes les Tricystidées observées par nous jusqu'ici, Gregarina cuneata est la seule qui s'enfonce aussi profondement dans l'épithélium. On ne pourrait plus dire que son noyau semble arrêté par la membrane basilaire du plateau, car il est souvent intracellulaire dès les premiers stades. Si le plateau n'empêche point la pénétration profonde de la Grégarine, à quelle cause attribuer cette position constante du parasite au sommet de la cellule?

On peut l'expliquer par des raisons d'ordre physiologique. On sait qu'immédiatement au-dessous du plateau des cellules intestinales existe une zone spéciale que les cytologistes appellent zone des grains de nutrition. Ces grains représentent un stade de la digestion des matières absorbées. C'est sans doute la première forme sous laquelle les substances albuminoïdes apparaissent dès qu'elles ont pénétré dans la cellule. N'est-il pas probable que les Grégarines à épimérite se nourrissent exclusivement de ces grains de nutrition et qu'elles détournent ainsi à leur profit les aliments absorbés par la cellule-hôte dès leur première transformation? L'épimérite, au moins à l'état jeune, est un organe amœboïde, doué de la propriété phagocytaire, ainsi que nous l'avons observé chez Stylorhynchus. Les Grégarines pourvues d'un épimérite peuvent donc se nourrir de grains figurés, représentant des substances moins élaborées que les matières dissoutes, les quelles seules peuvent être absorbées par les Grégarines qui sont entourées de toute part d'une membrane.

III.

Développement des Sténophorides et description de quelques espèces nouvelles.

(Avec la pl. XIV.)

La famille des Sténophorides et le genre Stenophora.

Dans une note récente (1903a), nous avons proposé la création d'une nouvelle famille, les Stenophoridae, pour un groupe de

Grégarines polycystidées observées jusqu'ici exclusivement chez les Diplopodes, et se distinguant très nettement de toutes les autres Polycystidées, non seulement par leur morphologie et par les caractères de leurs sporocystes, mais aussi par leur mode de développement.

La famille des Stenophoridae est caractérisée comme il suit:

Grégarines polycystidées, à développement intracellulaire. Epimérite nul ou réduit à un très court mucron dépourvu d'endoplasme. Sporocystes ovoïdes, à épisporocyste très ample, non réunis en chapelets. Parasites des Diplopodes.

La famille des Stenophorides ne compreud actuellement que l'unique genre Stenophora[1]) dont les caractères sont ceux de la famille et dont le type est représenté par Stenophora iuli (Frantzius) Schneider. Jusqu'à ces derniers temps, on rapportait à cette unique espèce les diverses Grégarines des Iulides, si bien que maintenant Stenophora iuli est un parasite mal défini. On ne connait ni sa taille, ni sa forme, ni ses habitudes, et on ne sait chez quels hôtes le chercher.

Stenophora iuli a été sans doute représenté pour la première fois par Frantzius (1848) qui en a figuré un individu jeune et un individu adulte. Ce parasite est attribué à l'énigmatique Iulus terrestris L. Les dessins de Frantzius représenteut une Grégarine si banale qu'on ne pent rien en déduire de certain pour la diagnose de l'espèce. Il l'appelle simplement Gregariua iuli.

Leidy fit connaître une Grégarine assez particulière, parasite de l'intestin de Iulus (Spirobolus) marginatus Say. Il l'appela d'abord (1851) Gregariua larvata, puis changea son nom en celui de Gregariua iuli marginati dans un travail postérieur (1853) où il décrit une autre Grégarine, Gregarina iuli pusilli, parasite d'un petit iule — qui n'est pas Iulus pusillus Leach.

Ray Lankester (1863) réunit les deux Grégarines de Leidy au Stenophora iuli de Frantzius, et cette synonymie fut admise par tous les auteurs qui suivirent.

Schneider (1875) le premier, décrivit avec précision la Grégarine parasite des Iulus sabulosus et Iulus terrestris. Il nota l'absence d'épimérite, la striation de l'épicyte très marquée sur les

[1]) Cnemidospora spiroboli Cawley (1903b) doit rester dans le genre Stenophora auquel Crawley (1903a) l'avait rapporté tout d'abord. Les sporocystes de cette Grégarine ont les caractères typiques du genre Stenophora.

2 segments, la coloration jaune on orangée de l'entocyte et le caractére des spores. Ces particnlarités lni firent créer le genre Stenocephalus pour cette Grégarine qu'il identifia à la Grégarine décrite par Leidy dans Spirobolns marginatns Say. Il l'appela Stenocephalus inli Leidy, nonobstant les régles de la nomenclature.

Stenocephalns inli devint ainsi la seule Grégarine des Iules et Gabriel (1880) y rapporta de lui-même sa Gregarina paradoxa.

Dans les Sporozoa du Tierreich (1899), Labbé consacra les habitndes prises en ne reconnaissant pour Grégarine parasite des Iules que le Stenophora (= Stenocephalus) iuli. Il se contenta de remplacer le nom générique de Schneider par celui de Stenophora, le nom de Stenocephalus ayant été attribué antérieurement à un genre d'Hémiptères.

Howard Crawley (1903a) étudiant les Grégarines des Iulus et Paraiulus des Etats-Unis, rapporta les diverses espèces de Leidy au Stenophora inli, tout en créant une nouvelle espèce pour un Stenophora d'un Spirobolus. Mais, dans un travail snr la fauue de Corse (1903a), nous avons montré qne les Stenophora étaient représentés par plnsieurs espèces reconnaissables à la seule vue du céphalin. Notre façon de voir est adoptée par Crawley dans nn second travail (1903b) et il restaure le Stenophora inlipusilli Leidy en soutenant qne le classique Stenophora iuli n'existe pas en Amériqne.

Les espèces américaines de Stenophora se trouvent ainsi bien séparées du Stenophora iuli (Frantzius) Schneider. Nous (1903b) en avons détaché également un certain nombre de Stenophora des Diplopodes de Corse ou de Provence, Stenophora nematoides Léger et Duboscq. Stenophora varians Léger et Duboscq, Stenophora Brölemanni Léger et Duboscq, puis (1903a) Stenophora polyxeni Léger et Duboscq. En ajoutant à ces Grégarines celles que nous décrivons aujourd'hui, le genre Stenophora sera représenté provisoirement par les espéces suivantes:

1. Stenophora iuli (Frantzius) Schneider, parasite de Schizophyllum sabulosum L., Schizophyllum mediterraneum Latzel, Iulus londinensis Mein., Iulns albipes C.K.
2. Stenophora iulipusilli Leidy, parasite des Iulus et Paraiulus des Etats-Unis et peut-être de Lysiopetalnm lactarium Say.
3. Stenophora iulimarginati Leidy, parasite de Spirobolus marginatus Say.

4. Stenophora (= Cnemidospora Crawley) spiroboli Crawley parasite de Spirobolus sp.?
5. Stenophora nematoïdes Léger et Duboscq, parasite de Strongylosoma italicum Latz.
6. Stenophora varians Léger et Duboscq, parasite de Schizophyllum corsicum Bröl.
7. Stenophora Brölemanni Léger et Duboscq, parasite de Blaniulus hirsutns Bröl., Brachydesmus snperus Latz. et Brachyinlus pnsillus lusitanns Verh.
8. Stenophora polyxeni Léger et Duboscq, parasite de Polyxenns lagnrns de Geer.
9. Stenophora acnleata n. sp., parasite de Craspedosoma Rawlinsii simile Verh.
10. Stenophora silene n. sp., parasite de Lysiopetalum foetidissimum Savi.
11. Stenophora chordeumae n. sp., parasite de Chordeuma sylvestre C. K.
12. Stenophora producta n. sp., parasite de Pachyiulus varius Fabricius.

Stenophora iuli (Frantzius) Schneider.

Nous décrirons d'abord Stenophora iuli (Frantzius) Schneider, qui nous a fourni de bons documents pour l'étude dn développement des Sténophorides, et dont il importe de préciser la diagnose. Nous entendons par Stenophora inli (Frantzius) Schneider le parasite de Schizophyllum sabnlosnm L. qui correspond à la description de Schneider. Cet auteur trouvait anssi Stenophora iuli dans Inlns terrestris L. Mais Iulus terrestris L. n'est pas nne détermination. Depuis un siècle, les anatomistes appellent de ce nom tons les Inles qui sont de couleur noire, et le véritable Iulus terrestris (Linné) Porat ne paraît pas exister en France. Retenons seulement que Schneider rencontrait Stenophora inli dans plusienrs Iulides. Et en effet, nous voyons dans un certain nombre d'Inles nne Grégarine bien voisine du parasite de Schizophyllum sabnlosum L. Citons notamment parmi les hôtes de Stenophora iuli, Schizophyllum mediterranenm Latz. de la Tonraine, Inlus londinensis Mein. de la Touraine, Inlus albipes C. K. du Dauphiné. Nous biffons de cette liste Pachyinlns varius Fabricius, indiqné dans notre précédent mémoire, (1903) et dont la Grégarine, Stenophora producta, est une espèce nouvelle qni sera décrite plus loin.

Stenophora iuli ne change pas d'aspect d'un hôte à l'autre, mais la taille du parasite semble proportionnelle à la taille de l'Iule. Chez Schizophyllum mediterraneum Latz. et Schizophyllum sabulosum L., la Grégarine atteint une taille beaucoup plus considérable (450 μ) que chez Iulus londinensis Meix. et Iulus albipes C. K. (300 μ). Dans un seul et même hôte, la forme est très variable, ainsi que Schneider l'a fait remarquer depuis longtemps. Les sporadins sont les uns très allongés, les autres tout à fait globuleux. Nous avons signalé le même dimorphisme dans les Stenophora de Corse et nous le retrouverons encore aujourd'hui dans quelques-unes des espèces que nous décrivons plus loin.

Notre description du Stenophora iuli (Frantzius) Schneider s'applique spécialement au parasite de Iulus albipes C. K. Cet Iule — qui est vraisemblablement le Iulus terrestris de Schneider — nous a fourni un matériel favorable à l'étude du développement des Sténophorides.

Histologie de l'intestin d'Iulus albipes C. K. — Quelques renseignements sur l'histologie de l'intestin d'Iulus albipes C. K. ne seront pas superflus, car nos connaissances sur l'intestin moyen des Diplopodes, dues à Plateau (1876) et à Visart (1895), sont tout à fait insuffisantes et en grande partie erronées. L'épithélium intestinal d'un Iule est cependant très régulier. Sur une basale épaisse sont alignées les cellules épithéliales, tantôt toutes de même hauteur, tantôt groupées par bouquets de hautes cellules alternant avec des cellules basses. Les différences d'aspect tiennent moins à la région de l'intestin qu'au moment biologique considéré. Ainsi que l'a établi vom Rath (1890) pour les Polydesmides, les intestins subissent des mues totales, et fatalement leur aspect est différent selon la date plus ou moins éloignée de la rénovation. Nous distinguerons dans l'épithélium les cellules adultes, les cellules vieilles et les cellules jeunes. Le nombre et la répartition de ces diverses cellules varient selon les moments.

Les cellules adultes sont hautes et étroites, à peu près cylindriques, s'appuyant largement sur la basale et montrant un plateau plus ou moins convexe et de même diamètre que leur base. Le plateau est formé d'une mince membrane basilaire sur laquelle se dresse une brosse régulière de poils denses. Le noyau est situé dans la région moyenne ou au-dessous, d'autant plus bas que la cellule est plus jeune. Il est ellipsoïdal et montre un gros nucléole et de fins grains chromatiques. Au-dessous du noyau, le cytoplasme

très colorable doit sa chromaticité à de nombreuses fibrilles de sécrétion on ergastoplasme. Au-dessus du noyau, le cytoplasme plus clair est chargé de sphérules, de couleur jaune sur le vivant comme sur les coupes, et qui représentent sans doute ces grains d'excrétion si répandus daus les intestins des Trachéates herbivores.

Les cellules vieilles ont leur plateau altéré. Elles sont piriformes et en voie d'expulsion (pl. XIV fig. 1, 3). Tantôt leur cytoplasme est liqnéfié en une masse mucoïde colorable, tantôt elles montrent encore bien distinctes les sphérules jaunes d'excrétion toujours très nombrenses. Leur noyau est en chromatolyse. Indépendamment de ces cellules, on trouve assez fréquemment des inclusions mucoïdes (pl. XIV fig. 1 i) qni ont l'aspect de celles que nons avons décrites chez les Grillons, les Dermestides ou les Ténébrionides.

Les cellules jeunes, en forme de cône effilé on surbaissé, sont toujours appliquées largement sur la basale. Leur noyau, d'un diamètre moitié moindre qne celui des noyaux adultes, est caractérisé par la petitesse du nucléole et la présence de quelques karyosomes périphériques aplatis contre la membrane. Çà et là, certains de ces noyaux sont en mitose. La régénération de l'épithélium est uniquement due à ces mitoses des cellules basales et nous contredisons sur ce point les observations inattendues de Visart, qui trouve communément des karyokinèses dans les vieilles cellules et des amitoses dans les cellules de régénération.

L'épaisse basale de l'épithélium intestinal est entourée d'un mince réseau musculaire dont la plupart des fibres sont circulaires. Ces fibres circulaires sont séparées des fibres longitudinales par une couche de grandes cellules que Plateau et Visart qualifient de tissu adipeux. Rossi (1902) s'élève contre cette interprétation et, pour une fois, nous serons de son opinion. Ces cellules n'ont pas la structure du tissu adipeux. A en juger par les grains jaunes qu'elles contiennent, elles doivent jouer un rôle daus l'excrétion,[1]) mais elles représentent avant tout les cellules terminales des trachées dont les rameaux se répandent en lacis extraordinaire autour de l'intestin.

Sporadins, Kystes et Sporocystes. — Le Stenophora inli de Iulus albipes, se montre, à l'état adulte, libre dans l'intestin sous les deux formes déjà signalées: forme allongée, très longue, à deutomérite cylindrique atteignant plus de 10 fois la longueur du

[1]) Cependant, Bruntz, dans son travail trés documenté (Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes Arch. Biol. 1903) ne parle nulle part de ces cellules trachéennes périintestinales.

protomérite et mesurant 250 à 300 μ de long sur 19 μ de large (pl. XIV fig. 13); forme globuleuse, presque aussi large que longue, de 130 μ en moyenne.

Les kystes de Stenophora iuli ont un diamètre de 250 μ et sont entourés d'une enveloppe gélatineuse. A la maturité, ils sont remplis de sporocystes et ne montrent pas de reliquat kystal individualisé.

Les sporocystes, trop brièvement décrits par A. Schneider qui n'en a pas donné de figures, sont caractérisés par leur forme ovoïde très régulière et la présence d'un épisporocyste frêle et très ample (pl. XIV fig. 2). Les sporozoïtes sont si étroitement tassés à leur intérieur que leur contenu paraît homogène. Au centre, se trouvent un ou plusienrs petits globules de reliquat. L'épisporocyste constitue un sac frêle et transparent à peine plus large que l'endosporocyste, mais beaucoup plus long, de sorte qu'il le déborde aux deux extrémités sous la forme de deux petits capuchons clairs. A l'équateur du sporocyste, se voit une mince ligne sombre qui correspond à la ligne d'accolement des deux moitiés de l'épisporocyste dont elle représente, peut-être, une ligne de déhiscence (pl. XIV fig. 2).

Développement. — On ne connaît rien du développement de Stenophora iuli (Frantzius) Schneider et nous ne pouvons citer, sur ce sujet, que ces quelques lignes de Howard Crawley (1903a) lesquelles s'appliquent à Stenophora inlipusilli Leidy:

„All stages from the smallest intracellular forms to the largest sporonts, may be found at any season of the year . . . Stenophora iuli continues as a cell parasite until it has reached a length of perhaps 100 microns. The cephalont stage is probably omitted . . .“

Ce développement intracellulaire, nous l'avions signalé (1900) pour Stenophora polyxeni Léger et Duboscq, et indépendamment de Crawley nous (1903a) le retrouvions chez d'autres Stenophora.

La déhiscence des sporocystes et la pénétration du sporozoïte nous sont inconnues, mais nous avons suivi le développement de la Grégarine à partir de stades très jeunes représentés par des sporozoïtes intracellulaires déjà légèrement accrus, de 14 μ de long, et montrant vers le milieu de leur longueur un noyau à karyosome très net. Leur extrémité antérieure, tournée vers la basale, est terminée en pointe; l'extrémité postérieure est arrondie. Le sporozoïte est constitué d'un cytoplasma assez fortement colorable; il est profondément enfoncé dans la cellule et il atteint ordinairement le

noyau qu'il refonle dans sa croissance ou qu'il déjette latéralement pour le dépasser (pl. XIV *s* fig. 1).

Aux stades suivants, le sporozoïte a grandi et mesure 30 μ; il s'est élargi jusqu'à occuper toute la largeur de la cellule; son noyau ne s'est pas modifié: il est sphérique avec un gros karyosome; le cytoplasme est devenu finement granuleux, plus clair dans la région antérieure, où se voient souvent deux petits corps chromatiques arqués (*s'* fig. 1).

Aux stades ultérieurs, le sporozoïte est devenu une jeune Grégarine qni montre un protomérite différencié, arrondi à sa partie antérieure. Le cytoplasme de ce protomérite est assez fortement colorable; une mince cloison le sépare du deutomérite renfermant le noyau, dont le karyosome est moins colorable (*g* fig. 1).

Puis la Grégarine continue à s'accroître et le dentomérite, qui grandit plus rapidement, déborde tout autour du protomérite qu'il finit par envelopper complètement, ce qui conduit à des stades comme ceux représentés en *g* fig. 3, où le protomérite est invaginé dans la partie antérieure du deutomérite. A ce stade, le noyau est très gros et montre le karyosome pâle dans lequel se colore un petit grain plns foncé.

La Grégarine peut ainsi atteindre nne taille considérable, provoquant l'hypertrophie de la cellule-hôte dont le noyau s'est atrophié, et son protomérite est souvent appliqué étroitement contre la basale. Il arrive parfois que le parasite tombe dans la lumière intestinale sous cette forme à protomérite invaginé, celui-ci se dévaginant ensuite; puis le deutomérite s'allonge considérablement, ce qui conduit aux formes allongées.

Chez d'autres individus, pendant la phase intracellulaire, la croissance du deutomérite s'effectne surtont en largenr et n'a pas pour résultat l'enveloppement du protomérite et par conséqnent son invagination dans le deutomérite. Ce type de croissance abontit à des formes intracellnlaires larges qui, après avoir distendu énormément la cellule-hôte hypertrophiée, refonlent latéralement les cellules voisines (*g'* fig. 3). Ce sont, sans doute, de telles formes qui condnisent directement aux formes globuleuses, libres plus tard dans l'intestin. Dans ces formes, le noyau montre, comme dans les autres, un gros karyosome pâle; en outre, on observe souvent dans le cytoplasme des corps chromatoïdes de forme variée.

Que la Grégarine se développe suivant l'un ou l'autre des modes indiqués ci-dessus. elle ne quitte l'épithélium qu'après être arrivée,

par son accroissement, à occuper complètement, puis distendre la cellule hospitalière, qui est finalement détruite par le parasite.

Stenophora aculeata n. sp.

Stenophora aculeata n. sp. est extrêmement commun dans l'intestin de Craspedosoma Rawlinsii simile Verh. du Dauphiné. Un grand nombre de cellules épithéliales sont infestées. Nous n'insisterons pas sur la structure histologique de cet intestin, qui ressemble à l'intestin des Inles (pl. XIV fig. 5).

Stenophora aculeata adulte mesure seulement 60 μ de longueur, en moyenne. On ne distingue pas de forme globuleuse comme chez les autres Stenophora. Tous les individus sont allongés. Ils effectuent toute leur croissance dans les cellules épithéliales et ne quittent la muqueuse qu'après l'envahissement complet des cellules parasitées et leur expulsion dans la lumière du tube intestinal (pl. XIV *g* fig. 5).

La Grégarine est caractérisée surtout par la présence d'un tout petit aiguillon très délicat, de 1 à 2 μ de long qui termine le protomérite. Ce petit aiguillon s'insère sur un renflement conique à paroi nette, à contenu clair et renfermant un petit grain fortement colorable par les réactifs de la chromatine (pl. XIV fig. 14).

Le protomérite est subglobuleux et montre en avant une courte portion cylindrique, légèrement rétrécie, qui supporte l'aiguillon. Dans cette portion, l'entocyte est plus clair que dans le reste du protomérite, sauf dans la région centrale occupée par une zone sombre située par conséquent immédiatement au-dessous du cône qui supporte l'aiguillon. Le reste de l'entocyte du protomérite est très finement granuleux et ne montre pas d'inclusion chromatique (pl. XIV fig. 14).

Le septum est plan, le deutomérite cylindrique, largement arrondi postérieurement et légèrement renflé dans sa portion moyenne. L'entocyte du deutomérite renferme des grains de réserve un peu plus gros que ceux du protomérite et se colore un peu moins fortement que celui-ci. Il ne montre pas d'inclusions chromatiques.

Le noyau est grand, subsphérique et situé ordinairement vers le milieu du deutomérite; il renferme un très gros karyosome faiblement colorable et de fins grains de chromatine disposés sur un réseau dans un suc nucléaire très clair. La membrane nucléaire est très mince et achromatique.

Les kystes et les sporocystes de cette espèce, que nous plaçons au moins provisoirement, en raison de son développement, de sa

forme et de son habitat, dans le genre Stenophora, ne nous sont pas connus.

Développement. — Les plus jeunes stades observés par nous, sont des sporozoïtes déjà légérement modifiés qui sont installés dans les cellules épithéliales à une faible distance du noyau (pl. XIV *s* fig. 5). Ils mesurent 9 μ de long et montrent nettement à leur partie antérieure le petit aiguillon qui surmonte l'ampoule protoméritique de l'adulte, mais le grain chromatique n'est pas encore visible à l'intérieur de celle-ci. Ces sporozoïtes sont renflés à leur partie antérieure et légérement incurvés. Leur partie postérieure est occupée par le noyau avec un gros karyosome assez fortement colorable.

Dans les stades qui suivent, le sporozoïte grandit en même temps que le protomérite se différencie en avant; bientôt l'aiguillon protoméritique arrive au contact du noyau de la cellule-hôte (pl. XIV fig. 5).

Parfois le noyau est déjeté latéralement et la Grégarine s'allonge en le refoulant sur les côtés de la cellule où il s'atrophie peu à peu. Mais le plus souvent, le protomérite s'applique étroitement contre le noyau, en le perçant de son aiguillon, et le refoule contre la basale. La croissance continuant, le noyau comprimé disparaît peu à peu en même temps que le plasma cellulaire devient fortement colorable. Le noyan disparu, le protomérite vient s'appliquer jusque sur la basale qu'il traverse même parfois, avec son aiguillon.

Au terme de la croissance, la cellule-hôte est complètement remplie et même souvent dilatée par le parasite dans le sens de la largeur, tandis que la portion de la cellule tournée du côté de la lumière ne montre pas d'altération et renferme encore des sphérules jaunes d'excrétion.

L'aiguillon protoméritique persiste tant que la Grégarine reste en place dans la cellule, mais il disparaît par atrophie au moment où le parasite est libéré dans l'intestin. La mise en liberté des Grégarines est toujours accompagnée de la chute de la cellule hospitalière, dont les débris les entourent encore quelque temps (pl. XIV fig. 5).

Nous devons mentionner ici une curieuse anomalie du développement. La Grégarine peut se trouver située à l'envers dans la cellule épithéliale, c'est-à-dire que son protomérite est tourné du côté de la lumière intestinale (pl. XIV *g'* fig. 5). Cette situation anormale ne peut guére s'expliquer que de deux façons: ou bien le sporozoïte a pénétré dans la cellule la queue la première, ce qui est peu vraisemblable, ou bien, une fois dans la cellule, il s'est retourné avant de

devenir immobile pour commencer sa croissance. La situation renversée de ces formes n'influe d'ailleurs en rien sur leur développement.

Stenophora polyxeni Léger et Duboscq.

Nous (1903 a) avons donné le nom de Stenophora polyxeni à une petite Grégarine qui vit dans le tube digestif de Polyxenus lagurus de Geer et dont la présence a déjà été signalée par A. Schneider (1875) et par Bode (1878).

Ses caractères morphologiques, son habitat, ainsi que son mode de développement totalement intraépithélial comme celui des autres Stenophora, nous ont fait placer cette Grégarine dans ce dernier genre. Toutefois cette place n'est peut-être que provisoire, car nous n'avons pas réussi jusqu'ici à obtenir les sporocystes de cette espèce.

L'épithélium intestinal de Polyxenus lagurus de Geer. — L'épithélium intestinal de Polyxenus lagurus de Geer est très particulier et vom Rath (1891) a signalé en quelques mots ses grosses cellules pourvues de prolongements amœboïdes et faisant saillie dans la lumière intestinale. Ces cellules saillantes séparées par des cellules basses simulent des petites villosités, c'est pourquoi Bode (1878) croit l'épithélium formé de groupes de cellules disposés en acini, ce qui est inexact. En réalité l'épithélium intestinal est formé d'une seule assise régulière de grandes cellules à gros noyaux, mais son aspect est très changeant. Tantôt il paraît entièrement syncytial comme cela arrive au moment de la mue totale (pl. XIV fig. 6), tantôt les cellules sont toutes bien délimitées par une membrane. Parfois la surface est très villeuse parcequ'un grand nombre de cellules sont en voie d'expulsion; et souvent la ligne des plateaux est très régulière. C'est à peine si quelques inflexions correspondent aux cellules.

Développement. — La Grégarine se développe dans l'épithélium intestinal du Polyxène, où elle reste jusqu'à un stade avancé de son développement. Elle ne quitte l'épithélium qu'avec la mue épithéliale de sorte que sur des coupes transversales d'un intestin parasité (pl. XIV fig. 6) on voit des Grégarines en voie de croissance et complètement intraépithéliales *g*, d'autres *g'* rejetées par la dernière mue et encore enveloppées par les débris de celle-ci, enfin d'autres plus anciennes *g''* également englobées dans les débris d'une mue précédente.

Dans les stades intraépithéliaux, les très jeunes Grégarines nous ont paru d'abord placées normalement à la basale, mais en raison

du peu d'épaisseur de l'épithélium, elles se disposent bientôt parallèlement à celle-ci (pl. XIV fig. 6). Il n'est pas rare de trouver des Grégarines intraépithéliales en voie de dégénérescence ou complètement dégénérées; les dernières apparaissent comme des masses fortement colorables conservant pendant quelque temps encore la forme grégarinienne.

Au cours de sa croissance intracellulaire, la Grégarine soulève l'épithélium dont la surface fait dans la lumière intestinale des bosses qui correspondent à autant de parasites.

Sporadins. — Les sporadins de St. polyxeni nous ont toujours paru solitaires (pl. XIV *g''* fig. 6); leur forme est massive; le protomérite est globuleux ou aplati. A son sommet, nous n'avons pas vu une bouche bordée d'un bourrelet comme celle des autres Stenophora. Le deutomérite est ovoïde allongé dans les formes jeunes et devient sacciforme dans les formes âgées. A la fin de la vie végétative, le protomérite est atrophié. L'épicyte de la Grégarine, très épais surtout dans le deutomérite, est relevé de côtes saillantes, parallèles, fortement colorables. Le sarcocyte, très développé, se colore assez fortement et montre un myocyte à fibrilles transversales très délicates. L'entocyte est bondé de petites granulations d'égale dimension avec, parfois, quelques corps chromatoïdes dans le deutomérite; dans le protomérite, sont répandus de très petits grains sombres. Le noyau, sphérique, montre un gros karyosome et une membrane nucléaire achromatique.

La longueur du sporadin adulte est d'environ 80 μ.

Stenophora silene n. sp.

Nous avons rencontré cette espèce assez fréquemment dans le Lysiopetalum foetidissimum Savi du Dauphiné. Comme dans la plupart des autres Stenophora, les sporadins apparaissent sous deux formes: forme allongée et forme globuleuse. Ces deux formes se distinguent de bonne heure. Ainsi les stades jeunes (15 μ) des formes globuleuses sont tout à fait massifs, à protomérite énorme, emboité dans le deutomérite (pl. XIV fig. 4), tandis que ceux des formes allongées ont déjà nettement la forme cylindrique avec un deutomérite de largeur à peu près égale à celle du protomérite.

Formes allongées. — Les formes allongées (pl. XIV fig. 12 *a*) ont un protomérite en forme de bonde légèrement surélevée au pôle antérieur, où se trouve une petite bouche au fond d'une ventouse comme chez Stenophora iuli. L'épicyte du protomérite est très

épais; son entocyte renferme de gros grains incolorables; le septum est plan; le deutomérite cylindrique va en se rétrécissant légèrement vers sa partie postérieure qui est largement arrondie, presque tronquée. L'entocyte du deutomérite est très finement granuleux et se colore assez fortement par les colorants de la chromatine contrairement à celui du protomérite qui reste clair (pl. XIV fig. 12*a*). Le noyau gros, ovoïde, à grand axe parallèle à celui de la Grégarine, est ordinairement situé dans le tiers antérieur du deutomérite. Il renferme un gros karyosome et un beau réseau de linine sur lequel sont des grains chromatiques. La longueur moyenne de l'individu est de 100 μ, dont 10 μ pour le protomérite.

Formes globuleuses. Les formes globuleuses d'une longueur moyenne de 55 à 60 μ se distinguent des premières par leur deutomérite excessivement ventru. Leur protomérite est semblable à celui des formes allongées, mais montre un endoplasme finement granuleux et aussi fortement colorable que celui du deutomérite (pl. XIV fig. 12*b*). En cela, il se distingue nettement de celui des formes allongées.

Nous n'avons pas suivi sur des coupes le développement de cette espèce, mais l'observation sur des frottis, de stades très jeunes à protomérite invaginé suffit pour indiquer un développement intra-épithélial.

Howard Crawley (1903 a) a signalé dans Lysiopetalum lactarium des Etats-Unis deux espèces de Grégarines: l'une qu'il nomme Gregarina Calverti dont la forme générale et la taille sont si différentes de celles de la précédente que l'on ne peut établir de confusion; l'autre espèce est rapportée au Stenophora iuli. Il est possible que celle-ci soit identique à notre Stenophora silene, mais on ne peut l'affirmer, car Crawley ne donne pas de dimensions de son Stenophora.

Stenophora chordeumæ n. sp.

Nous avons rencontré ce parasite dans l'intestin de deux Chordeuma sylvestre C. K. recueillis en automne aux environs de Grenoble. L'un d'eux renfermait beaucoup de parasites, l'autre, au contraire, très peu. Les caractères morphologiques généraux de ce Stenophora le rapprochent étroitement du Stenophora iuli, mais des différences de taille constantes, ainsi que quelques caractères cytologiques spéciaux que nous allons signaler, nous ont engagé à en faire une nouvelle espèce.

Comme chez la plnpart des Stenophora, ainsi que nous l'avons fait remarqner déjà, le parasite se rencontre sous deux formes: la forme allongée et la forme globuleuse.

Formes allongées. — Les formes allongées (pl. XIV fig. 15) ont un protomérite en forme de cône surbaissé, dont le sommet, qui correspond an pôle antérieur de l'animal, montre une petite ventouse bordée d'nn bourrelet circnlaire constitué par l'épicyte épaissi. L'entocyte du protomérite est très clair, occupé par de gros grains incolorables par les colorants de la chromatine. Le septum est plan. Le deutomérite est en forme de sac allongé plus ou moins renflé au delà de sa moitié postérieure selon les individus, selon l'âge ou la taille, et s'atténue en une pointe obtuse parfois à peine indiquée à son extrémité postérieure.

L'entocyte est bondé de fins granules de réserve, polyédriques par pression réciproqne, de taille sensiblement égale, et donnant l'aspect d'une fine mosaïque. Dans cet entocyte sont souvent épars de fins grains chromatoïdes jamais bien nombreux; mais parfois aussi se voient quelques masses chromatoïdes plus grosses et de forme irrégulière.

Le noyau, sphérique, est ordinairement situé vers le milieu du corps. Le plus sonvent il se colore d'une façon massive, mais, en décolorant avec soin, on remarqne qu'il renferme un gros karyosome entouré de grains chromatiques remplissant presque tout le suc nucléaire.

Le cytoplasme du deutomérite se colore légèrement sous l'action des colorants chromatiques tandis qne celni du protomérite est tonjours absolument clair. L'épicyte présente de très fines stries longitudinales; la couche sarcocytique ou ectoplasme est extrêmement réduite, mais le myocyte est néanmoins bien développé et se montre sous forme d'épaississements à spires espacées. La longueur moyeune des formes allongées est d'environ 140 μ.

Formes globuleuses. — Les formes globulenses (pl. XIV fig. 11) sont à peu près anssi nombreuses que les précédentes. Leur protomérite est presque globuleux et très souvent encore invaginé partiellement dans la portiou autérieure du dentomérite. Comme celui des formes allongées, il se termine par nne ventonse à contour saillant et faiblement colorable. L'entocyte du protomérite est tout à fait semblable à celui du deutomérite, c'est-à-dire qu'il renferme de nombreux grains et qu'il est, comme lui, légèrement colorable. En dehors de la forme, ce caractère distingue bien, cytologiquement,

les individus allongés des globuleux, car nous avons vu que dans les premiers l'entocyte du protomérite est beaucoup plus clair que celui du deutomérite.

Le deutomérite est presque sphérique (pl. XIV fig. 11) de sorte qu'on ne peut définir le pôle postérieur autrement que par le point de convergence des stries épicytiques trés difficiles à voir.

Le noyau, sphérique, est situé ordinairement dans la moitié antérieure du dentomérite; il possède une membrane achromatique, ferme, et montre un énorme karyosome sphérique baignant dans un suc nucléaire homogène colorable par l'orange et entouré de nombreux grains irréguliers de chromatine.

Chez toutes les formes globuleuses que nous avons observées, l'entocyte du deutomérite présentait une particularité des plus remarquables. Il était traversé par des filaments se colorant très fortement par les colorants de la chromatine. Ces filaments, en nombre variable selon les individus, sont de grosseur et de longueur inégales; les plus petits sont fins, rectilignes, comme de petites baguettes; d'autres, plus longs, sont diversement ondulés ou repliés en zigzag. Il y en a de gros ayant de 1 à 2 μ d'épaisseur, diversement repliés dans le cytoplasme et paraissant parfois comme brisés en tronçons. Ces tronçons des plus gros filaments semblent constitués par la réunion de filaments plus fins. Tous ces filaments chromatoïdes qui sillonnent ainsi le cytoplasme donnent au dentomérite des formes globuleuses un aspect très caractéristique (pl. XIV fig. 11).

Sur la signification de ces singuliéres formations, on ne peut qu'émettre des hypothéses: ou bien ce sont des productions parasitaires, ce qui nous paraît peu probable, car toutes les formes globuleuses en montrent à l'exclusion des formes allongées, ou bien ce sont des produits dérivés de l'activité cellulaire. Tout en nous rattachant plus volontiers à cette maniére de voir, nous ne saurions dire si ces produits prennent naissance dans le cytoplasme comme substances de réserve ou de déchet comparables aux cristalloïdes déjà signalés chez certaines Grégarines, ou bien s'ils dérivent de la chromatine nucléaire. Dans tous les cas, nous ne croyons pas devoir les considérer comme des éléments chromatiques ou chromidies, destinés à jouer un rôle important dans les phénomènes sexuels et nous les regardons plutôt comme des produits ergastoplasmiques.

Ces filaments chromatoïdes ne s'observent pas dans le protomérite, mais on voit parfois dans celui-ci une ou deux petites masses colorées ainsi que quelques rares grains chromatiques épars dans le cytoplasme du deutomérite, comme chez les formes allongées.

Digitized by Google

La taille de ces formes globuleuses atteint 100 μ; elles sont souvent presque aussi larges que longues.

Les kystes et les sporocystes du Stenophora chordeumae nons sont inconnus.

Stenophora chordeumae nous paraît, par sa forme, une espèce très voisine de la Grégarine des Polydesmus et Fontaria des Etats-Unis, signalée par Crawley (1903a) sous le nom d'Amphoroïdes fontariae. Les figures qn'en donne cet auteur dans sa pl. I fig. 12, 13, 14 nons portent à croire, d'après les caractères de l'épimérite, qu'il s'agit plutôt d'un Stenophora que d'un Amphoroïdes. Il est d'ailleurs impossible de se prononcer avec certitude sur ce point, car Crawley ne nous fait pas connaître les sporocystes de sa Grégarine, et on sait que, outre la forme de l'épimérite, celle des sporocystes distingue nettement les Amphoroïdes des Stenophora; dans Amphoroïdes, ils sont biconiques; chez Stenophora, ils sont ovoïdes.

Stenophora producta n. sp.

Nous avons déjà signalé la présence de cette Grégarine dans l'intestin de Pachyiulus varius Fabricius, de la Corse (1903) et nous l'avons tout d'abord confondue avec Stenophora iuli, ne l'ayant observée à cette époque que sur le vivant. Depuis, une étude plus approfondie sur des préparations colorées nous a convaincu qn'il s'agit d'une espèce morphologiquement différente de Stenophora inli (Frantzius) Schneider et nous la distinguerons de cette dernière sons le nom de Stenophora producta n. sp.

Stenophora producta est caractérisée par la forme extrêmement allongée de ses sporadins dont l'extrémité postérieure, plutôt élargie, est légérement arrondie (pl. XIV fig. 10). Elle atteint près de $1^{m}/_{m}$ de long. En outre, le septum présente sur sa face deutomérítique nn appendice très particulier, sur lequel nous reviendrons tout à l'heure, et que nous n'avons jamais observé chez les autres espèces.

Le protomérite est globuleux, aplati et souvent légèrement invaginé dans le deutomérite; il montre à son sommet la petite bouche en forme de ventouse et bordée d'un bourrelet ectoplasmique, qui caractérise les Stenophora. Au fond de cette bouche, l'endoplasme est clair ou finement granuleux, puis devient chargé de granules chromatiques (pl. XIV fig. 9). Le sarcocyte du protomérite est fortement épaissi dans la zone qui avoisine le septum.

Le septum est plan ou légèrement excavé dans sa face protoméritiqne; sur la face opposée et dans sa région centrale se voit une saillie de forme variable, que décèle une forte coloration à l'hématoxyline ferrique. C'est tantôt un cône renversé à sommet arrondi, tantôt nn conrt bondin, plus sonvent un appendice légèrement dilaté à son extrémité distale, comme un battant de cloche (pl. XIV fig. 9 et 10). Cet appendice ne montre pas de paroi différenciée. La substance qui le compose est homogène et tonjours plus colorable qne le cytoplasme dn deutomérite. De très forts grossissements montrent que cette substance émet de fines trainées radiées qui viennent se perdre dans l'endoplasme environnant. Chez quelques individns, il semble qne le renflement terminal se détache pour se dissoudre dans le cytoplasme de sorte que l'appendice en forme de battant reprend alors la forme d'un cône court.

Ces caractères, joints à la variation de forme de cette singulière production, montrent, croyons-nous, qu'il ne s'agit pas là d'un organe différencié, mais d'nne substance concrétée et, probablement, d'une substance nutritive élaborée par le protomérite et filtrant à travers le septum pour venir ensuite diffuser dans le deutomérite.

Le dentomérite est au moins 20 fois plus long que le protomérite; il renferme un entocyte granuleux beaucoup plus faiblement colorable qne celui du protomérite. Le noyau ovoïde avec un gros karyosome est ordinairement situé dans la région postérieure.

L'épicyte de la Grégarine montre de fortes stries longitudinales. Le myocyte est très visible sous forme de cordons transversaux montrant de nombreuses anastomoses à angle très oblique; il est surtout bien développé dans le deutomérite.

Les kystes de cette espèce sont sphériques avec une mince zone gélatineuse et ne montrent pas, à leur maturité, de pseudokyste individualisé.

Les sporocystes sont ovoïdes, à paroi épaisse, de 5 μ de grand axe environ, et enveloppés d'un ample épisporocyste qni les déborde largement aux deux extrémités (pl. XIV fig. 7).

Cet épisporocyste est toujours plus ou moins plissé on chiffonné aux deux pôles, contrairement à celui des sporocystes de Stenophora iuli (pl. XIV fig. 2) qui, sans doute plus rigide, conserve sa forme symétrique après la rupture dn kyste. En outre, nous n'avons pas remarqué de ligne équatoriale à la surface des sporocystes de Stenophora producta, ce qui distingue encore cette espèce de Stenophora iuli.

Les plus jeunes stades du développement que nous ayons observés mesuraient 50 μ environ et étaient déjà pourvus d'un septum (pl. XIV fig. 8) mais celui-ci ne montrait pas encore le curieux appendice qui caractérise les sporadins adultes.

Conclusions.

Les recherches que nous venons d'exposer, jointes à celles de notre mémoire antérieur sur le même sujet (1902), permettent de distinguer dans le développement des Grégarines polycystidées intestinales des Trachéates, 4 types principaux:

Type 1. Le sporozoïte se pique simplement par son rostre à la surface de l'épithélium (a fig. 8 texte) et la Grégarine qui en dérive

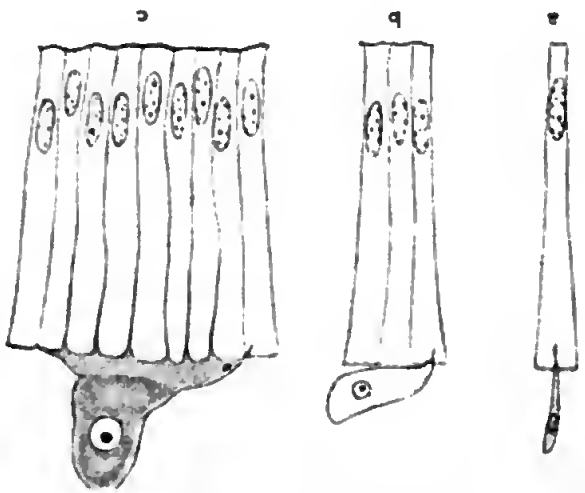


Fig. 8. Schéma du développement de Pterocephalus. Type 1. Léger et Duboscq.

reste toujours complètement extracellulaire. A l'état jeune, elle n'est fixée à l'épithélium que par le mucron du sporozoïte (b fig. 8 texte); plus tard, elle consolide sa fixation par des digitations ou des radicelles adventives (c fig. 8 texte). Ex.: Pterocephalus.

Type 2. Le sporozoïte enfonce une courte portion de sa partie antérieure dans la cellule (a fig. 9 texte); la jeune Grégarine présente bientôt une portion intracellulaire et une portion extracellulaire (b fig. 9 texte). Le noyau reste toujours dans la portion extracellulaire, qui devient rapidement prédominante, et constitue le protomérite et le deutomérite (d et e fig. 9 texte), tandis que la portion intracellulaire, après avoir grossi quelque temps en se diffé-

renciant diversement en un appareil de fixation, s'atrophie par la suite. Ex: Pyxinia (d'après Léger et Duboscq).

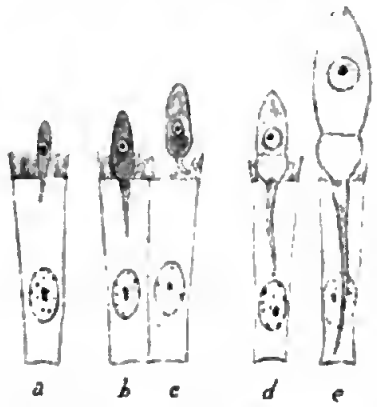


Fig. 9. Schéma du développement de Pyxinia. Type 2. Léger et Duboscq.

Un fait important dans ce type de développement est que la jeune Grégarine a la faculté, au cours de sa croissance, de quitter l'épithélium et de s'y fixer à nouveau en régénérant chaque fois un rostre fixateur mobile (b, c, d fig. 9 texte). Ces phases alternativement libres et fixées qui rappellent tout à fait les phases correspondantes de certains Flagellés parasites [Herpetomonas, d'après Léger (1902) et Prowazek (1904), Crithidia (Léger 1903), Trypanosomes (Schaudinn 1904)] sont probablement, comme dans le cas des Flagellés sus-nommés, en rapport avec les périodes de nutrition de l'hôte.

Type 3. Le sporozoïte, d'abord simplement fixé à l'épithélium par son rostre (a fig. 10 texte), s'enfonce ensuite assez profondément dans la cellule où il peut abandonner (Stylorhynchus) ou non (Gregarina) un premier épimérite transitoire (b fig. 10 texte). Puis la portion intracellulaire devient tout à fait prépondérante et contient le noyau (c fig. 10 texte). Dans la suite, c'est la portion extracellulaire qui va devenir prépondérante et va former le protomérite et le deutomérite définitifs, et le noyau émigre de bonne heure à son intérieur (d fig. 10 texte). Quant à la portion intracellulaire, elle reste finalement plus petite, son accroissement étant bientôt limité par la taille de la cellule et elle constitue l'épimérite (e fig. 10 texte). Ex.: Stylorynchus et Gregarina (= Clepsidrina) (d'après Léger et Duboscq).

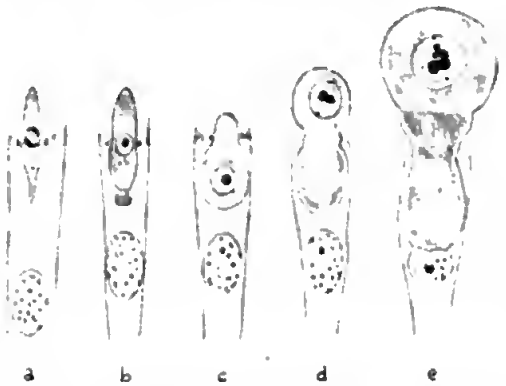


Fig. 10. Schéma du développement de Stylorhynchus. Type 3. Léger et Duboscq.

Type 4. Le sporozoïte pénètre complètement dans la cellule épithéliale où il s'enfonce ordinairement jusqu'au voisinage du noyau

(a fig. 11 texte); puis il grossit et devient une jeune Grégarine à protomérite et à deutomérite distincts (b fig. 11 texte) qui finit par remplir toute la largeur de la cellule-hôte (c fig. 11 texte). La Grégarine n'est mise en liberté qne par la destruction et la chute de la cellule (d fig. 11 texte). Ex.: Stenophora (d'après Crawley et Léger et Duboscq).

Fig. 11. Schéma du développement de Stenophora. Type 4. Léger et Duboscq.

Ce qu'il faut souligner, c'est que dans ce cas, où la Grégarine est intracellulaire, elle n'a, à aucun moment, d'épimérite ou organe fixateur. Celui-ci est remplacé par nne sorte de ventouse souvent précédée d'nn court mucron. Ces Stenophora sont ainsi tout à fait comparables au Monocystis ascidiae, tel que Siedlecki nous l'a fait connaître.

Nos quatre types de développement sont, malgré les apparences, assez différents des catégories établies précédemment par Caullery et Mesnil (1901) dans une étnde plus générale sur le parasitisme des Grégarines. En effet, ils ne connaissaient pas notre type 1. Notre type 2 correspond en partie à leur première catégorie dont ils le considéraient comme un cas particulier, tandis qu'il faut y rattacher Pyxinia Frenzeli qu'ils placent dans lenr troisiéme catégorie. Notre type 3 correspond à leur deuxiéme catégorie, mais nous avons montré qu'il doit comprendre aussi le Stylorhynchns que ces auteurs donnent comme type de leur troisiéme catégorie. Jusqu'ici nous n'avons trouvé ancun exemple de la troisième catégorie de Caullery et Mesnil (ancien type classique de Schneider) chez les Polycystidées des Trachéates. Eu revanche, notre type 4, que nous faisons connaître chez les Polycystidées, correspond bien à celui de leur quatriéme catégorie qui n'était alors connu que chez les Monocystidées.

Grenoble, 30 Avril 1904.

Index bibliographique.

1902. Berndt, A.: Beitrag znr Kenntnis der im Darme der Larve von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. I Heft 3.

1898. Biedermann, W.: Beiträge znr vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von Tenebrio molitor. Arch. ges. Physiol. LXXII.

1878. Bode, J.: Polyxenus lagurus de Geer. Ein Beitrag znr Anatomie, Morphologie nnd Entwicklungsgeschichte der Chilognathen. Zeitschr. f. Ges. Naturw. Berlin. 3. F. Bd. II.

1882. Bütschli, O.: Sporozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

1901. Caullery, M. et F. Mesnil: Le parasitisme intracellulaire et la multiplication asexnée des Grégarines. C. R. Soc. Biologie. 26 janv.

1903a. Crawley, Howard: List of the Polycystid Gregarines of the United States. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia. Jannary.

1903b. —: The Polycystid Gregarines of the United States. (Second Contribution.) Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia. October.

1901. Cuénot, L: Recherches sur l'évolntion et la conjngaison des Grégarines. Arch. de Biol. XVII.

1846. Frantzius, A. von: Observationes qnœdam de Gregarinis. Diss. inaug. Berlin.

1848. —: Einige nachträgliche Bemerkungen über Gregarinen. Arch. f. Naturg. XIV.

1882. Frenzel, J.: Über Ban und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve des Tenebrio molitor mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. Berliner Entom. Zeitschr. XXVI.

1880. Gabriel, B: Znr Klassifikation der Gregarinen. Zool. Anz. III.

1838. Hammerschmidt: Helmintologische Beiträge. Oken's Isis. t. 4.

1899. Labbé, A.: Sporozoa. Das Tierreich. Berlin.

1896. Léger, L.: Nouvelles recherches snr les Polycystidées parasites des arthropodes terrestres. Ann. Fac. des Sciences de Marseille. T. VI fasc. 3.

1902. —: Sur la Structure et le mode de multiplication des Flagellés du genre Herpetomonas. C. R. Ac. d. Sc. Paris. 7 Avril 1902.

1903. —: Snr quelqnes Cercomonadines nouvelles on pen connues parasites de l'intestin des insectes. Arch. f. Protistenk. II. Bd. 2. Heft.

1899. Léger, L., et O. Duboscq: Notes biologiqnes sur les Grillons. III. Gregarina Davini n. sp. Arch. de Zool. Expérim. Notes et Revue (3) VII.

1900. —: Les Grégarines et l'épithélinm intestinal. C. R. Ac. Sc. CXXX p. 1566.

1901. —: Snr les premiers stades du développement de quelqnes Polycystidées. C. R. Ac. Sc. CXXXIII p. 439.

1902. —: Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. de parasitologie VI.

1903a. —: Note snr le développement des Grégarines Stylorhynchides et Sténophorides. Arch. Zool. Exp. Notes et Revue (4) I.

1903b. —: Recherches snr les Myriapodes de Corse et lenrs parasites. Arch. Zool. Exp. (4) I.

1851. Leidy, J: Communication sur les parasites des Iules. Proc. Ac. Philadelphia v. 4.

1853. Leidy, J.: On the organisation of the genus Gregarina of Dufour. Trans. Amer. phil. Soc. n. s. vol. 10.
1893. Marshall: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. Arch. f. Naturg. LIX.
1876. Plateau, F.: Recherches sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes de Belgique. Mém. Ac. Roy. Belg. XLII.
1904. Prowazek, S.: Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Bd. XX.
1890. Rath, O. vom: Über die Fortpflanzung der Diplopoden. Ber. Nat. Gesellsch. Freiburg. V Heft 1.
1891. —: Zur Biologie der Diplopoden. Ber. Nat. Gesellsch. Freiburg. V. Heft 2.
1897. Rengel, C.: Über die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXII.
1902. Rossi, G.: Sull' Apparecchio digerente dell' Iulus communis. Nota preliminare. Bull. Soc. Entom. Ital. XXXIV.
1904. Schaudinn, F.: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochœte. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Bd. XX.
1875a. Schneider, A.: Sur un appareil de dissémination des Gregarina et Stylorhynchus. C. R. Ac. Sc. T. 80.
1875b. —: Contribution à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. Arch. Zool. Exp. (1) IV.
1882. —: Seconde contribution à l'étude des Grégarines. Arch. Zool. Exp. (1) X.
1883. —: Développement du Stylorhynchus. C. R. Ac. Sc.
1884. —: Sur le développement du Stylorhynchus longicollis. Arch. Zool. Exp. (2) II.
1892. —: Grégarines nouvelles ou peu connues. III. Clepsidrina macrocephala. Tabl. Zool. II.
1899. Siedlecki, M.: Etude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schn. Ann. de l'Inst. Pasteur.
1901. —: Contribution à l'étude des changements cellulaires provoqués par les Grégarines. Arch. d'anat. microsc. IV.
1848. Stein, Fr.: Über die Natur der Gregarinen. Arch. f. Anat. u. Physiol.
1895. Visart, O.: Contribuzione allo studio del sistema digerente degli Artropodi. — Sull' intima struttura del tubo digerente dei Miriapodi Chilognati. Boll. Soc. d. Natural. Napoli.

Explication des Planches.*)

Planche XIII.

Fig. 1—16. Evolution de Stylorhynchus longicollis F. St. × 1000.
Fig. 1, 2. Premiers stades avec condensation du rostre en épimérite transitoire.
Fig. 3. Epimérite transitoire (forme commune).
Fig. 4. Disparition de l'épimérite transitoire: stade de monocystidée.

*) Les figures des deux planches représentent des préparations fixées au liquide de Flemming et colorées soit au rouge Magenta et picrocyanine ou picrolichtgrün, soit à l'hématoxyline au fer.

Fig. 5. Monocystidée en calebasse.

Fig. 6, 7. Formes en calebasse avec segment distal.

Fig. 8, 9, 10. Gros épimérite transitoire (formes rares).

Fig. 11. Etranglement transitoire précédant la première migration du noyau.

Fig. 12. Deuxième migration nucléaire.

Fig. 13, 14. Formes en haltère avec épimérite définitivement constitué et protodentomérite.

Fig. 15. Jeune céphalin à 3 segments.

Fig. 16. Epimérite de grand céphalin fixé sur une cellule en dégénérescence aqueuse.

Fig. 17—28. Evolution de Stylorhynchus oblongatus Hamm. × 1000.

Fig. 17. Chapelet de sporocystes ouverts.

Fig. 18. Sporozoïtes (frottis).

Fig. 19. Premiers stades avec condensation du rostre.

Fig. 20. Stade à épimérite transitoire.

Fig. 21. Forme en olive: disparition de l'épimérite transitoire.

Fig. 22. Stade de monocystidée avec noyau encore distal.

Fig. 23. Stade de monocystidée montrant la première migration nucléaire.

Fig. 24. Stade en calebasse.

Fig. 25. Epimérite définitif et protodentomérite.

Fig. 26. Jeune céphalin à 3 segments.

Fig. 27. Grand céphalin fixé dans une cellule à noyaux amitotiques.

Fig. 28. Noyau de grand céphalin.

Planche XIV.

Fig. 1. Coupe transversale de l'intestin de Julus albipes C. K. montrant de jeunes stades de développement de Stenophora juli Frantz.; *s*, *s'* sporozoïtes en voie de croissance; *g* jeune Grégarine au moment de l'individualisation du protomérite; *c* vieille cellule rejetée dans la lumière; *i* boule de sécrétion intracellulaire. × 350.

Fig. 2. Sporocystes mûrs de Stenophora juli Frantz. × 1700.

Fig. 3. Stenophora juli Frantz. de Julus albipes C. K. en place dans l'épithélium: *g'* forme globuleuse intracellulaire; *g* jeune forme allongée à protomérite invaginé. × 350.

Fig. 4. Très jeune forme de Stenophora silene n. sp. (15 μ) du Lysiopetalum foetidissimum Savi. × 1200.

Fig. 5. Coupe transversale de l'intestin de Craspedosoma Rawlinsii simile Verh. avec Stenophora aculeata n. sp.; *s* sporozoïte; *g* Grégarines intracellulaires: *g'* Grégarine en position inverse; *m*, *m'* membranes péritrophiques successives. × 350.

Fig. 6. Coupe transversale de l'intestin de Polyxenus lagurus de Geer avec Stenophora polyxeni Léger et Duboscq; *g*, *g* Grégarines intracellulaires; *g'* *g'* Grégarines rejetées par la dernière mue; *g''* Grégarine adulte dans l'avant-dernière mue. × 200.

Fig. 7. Sporocystes de Stenophora producta n. sp. du Pachyiulus varius Fabricius. × 1700.

Fig. 8. Jeune individu de St. producta n. sp. × 250.

Fig. 9. Détail du protomérite et du septum de St. producta adulte. × 350.

Fig. 10. Sporadin adulte de St. producta du P. varius. × 100.

Fig. 11. Stenophora Chordeumae n. sp. du Chordeuma sylvestre C. K.: forme globuleuse adulte montrant les filaments chromatoïdes dans le cytoplasme. × 300.

Fig. 12. Stenophora silene n. sp. du Lysiopetalum foetidissimum Savi; a) forme allongée, × 300; b) forme globuleuse, × 450.

Fig. 13. Stenophora iuli Frantz. du Iulus albipes C. K. Forme allongée. × 300.

Fig. 14. Détails du protomérite de Stenophora aculeata n. sp. du Craspedosoma Rawlinsii simile Verh. × 1000.

Fig. 15. Stenophora Chordeumae n. sp. forme allongée adulte. × 300.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Ciliaten in Valoniazellen.

Von

Ernst Küster (Halle).

In einer kleinen Mitteilung aus dem Jahre 1859 berichtet Ed. Bornet über eine merkwürdige Beobachtung an Valonia utricularis.[1]) Unter den zahlreichen Valonien, die Bornet im Golf Jouan bei Antibes sammelte, fanden sich nicht wenige, bei welchen die „grüne Substanz" im Innern der großen Zellen nicht allseits die Wand auskleidete, sondern sich zu isolierten, sackähnlichen Gebilden zusammengezogen hatte. „Ces sacs paraissaient dus à la contraction de la chlorophylle qui s'est retirée sur elle-même dans tous les sens. . . . A mesure que le sac de chlorophylle diminuait, sa couleur verte augmentait d'intensité. Les sacs étaient parfaitement lisses et d'un vert foncé." [2]) Die von Bornet beschriebene Erscheinung wird allen, die sich für Valonia utricularis einmal interessiert haben, wohlbekannt sein: in Valoniarasen, die nicht gerade unter optimalen Bedingungen erwachsen sind, finden sich sehr oft Exemplare, welche ihr Plasma kugelig im Innern der Zelle kontrahiert haben; schon Bornet's Schilderung läßt keinen Zweifel darüber, daß es sich um die Erscheinungen der Plasmolyse handelt. — Weiterhin lesen wir bei Bornet: „A une période de formation plus avancée on voyait des espaces clairs se produire çà et là dans les sacs de chlorophylle. Ces espaces devenaient de plus en plus transparents, et on ne tardait

[1]) Observations sur le développement d'infusoires dans le Valonia utricularis. Mém. de la Soc. imp. des Sc. nat. de Cherbourg 1858 t. VI p. 337.

[2]) a. a. O. p. 339.

pas à remarquer que dans ces endroits les grains de chlorophylle avaient disparu. Plus tard encore ces lacunes se multipliaient et devenaient confluentes, et le sac présentait sur nne plus on moins grande partie de sa surface un réseau à mailles irrégulières. . . . A nne dernière période, la chlorophylle avait disparu en totalité et il ne restait plus qu'nn sac incolore . . . plns on moins résistant que la solution jodée de chlorure de zinc colorait dans quelques cas en blen violet intense. Ce sac était rempli de corps presque sphériques ou nn peu ovoïdes, d'un vert foncé, munis d'nn rostre hyalin, très semblables d'aspect aux zoospores du Vaucheria et garnis comme enx [1]) de cils sur toute la surface. . . . Ces corps mobiles se voyaient parfaitement à l'œil nu, car lenr dimension moyenne était de $^1/_{10}{}^e$ de millimètre; j'en ai même mesuré dont le diamètre longitudinal était de $^2/_{10}{}^{es}$ de millimètre." [2]) — Das genauere Studium dieser merkwürdigen Inhaltskörper führte Bornet zn dem Resultat, daß es sich nm Ciliaten handelte, die in den Zellen der Valonien leben, deren Chlorophyllinhalt in sich aufnehmen und sich innerhalb der Valonienzellen durch Teilung ergiebig vermehren.

Außer den „Säcken", welche Ciliaten enthalten, kommen nach Bornet (p. 343) in den Valoniazellen noch ähnliche Bildungen ohne jene Bewohner vor: Zellen, welche mechanisch gemißhandelt oder angestochen werden, bilden ähnliche grüne Ballen. „Mais ces deux sortes de sacs sont faciles à distinguer. Ceux qui contiennent des infusoires diminuent de plus en plus de volnme, lenr couleur est d'un vert noir, opaque, et la chlorophylle après s'être couverte de lacunes finit pas disparaître. Dans les antres au contraire, la chlorophylle ne change pas d'aspect, ils s'entourent rapidement d'une enveloppe de cellulose, leur volume augmente peu à peu, et au bout de quelques semaines ils ont pris la forme et la grandeur des tubes ordinaires de Valonia."

Mit den Protozoen, die Bornet in den Valonien fand, habe ich zu verschiedenen Malen an Material verschiedener Provenienz Bekanntschaft machen können, wurde jedoch zu ihr anders geführt als Bornet.

[1]) Famintzin (Beitrag zur Kenntnis der Valonia utricularis, Botan. Ztg. 1860 Bd. XVIII p. 341) gibt für V. utricularis zwei Cilien an, Kuckuck deren vier (Zur Fortpflanzung von Valonia Gin., Ber. d. D. Bot. Ges. 1902 Bd. XX p. 355). Die Zoosporen von V. ovalis haben nach Kuckuck zwei Cilien.

[2]) a. a. O. p. 340.

Wie alle Siphoneen, ist auch Valonia imstande, nach Verletzung ihrer Zellen die Wunden schnell auszuheilen. Sticht man pralle Valonien an, so wird zunächst ein wenig von dem wässerigen Inhalt ausgestoßen, dann sieht man an der Stichwunde einen farblosen, gallertartigen Pfropf sich bilden, der einen provisorischen Verschluß der Wunde darstellt: selbst bei mäßigem Druck zwischen den Fingern bleibt die verletzte Algenzelle vor weiteren Verlusten bewahrt. Später wird an der Wunde die verletzte Haut durch Bildung einer Vernarbungsmembran endgültig ausgeheilt; die Zelle ist dann wieder hergestellt und unterscheidet sich in nichts mehr von den intakt gebliebenen. Behandelt man eine größere Anzahl von Algen in der beschriebenen Weise, so findet sich — wie ich an Material aus Rovigno (Istrien) zu verschiedenen Zeiten feststellen konnte — immer eine größere oder geringere Zahl von Exemplaren unter ihnen, bei welchen nicht die geschilderten Heilungsvorgänge sich abspielen. Vielmehr sehen wir, daß am Tage nach der Operation die Zellen sich gänzlich entfärbt haben, und in ihrem Innern eine Unzahl schwarzer Kügelchen herumflottiert. Die Zelle behält dabei noch ganz und gar ihre normale Form und fühlt sich gerade an wie eine normale. Unter dem Mikroskop stellt sich heraus, daß der Protoplasma- und Chlorophyllbelag bis auf geringe Reste geschwunden ist, und daß in dem wässerigen Inhalt der Blase sich eine große Anzahl holotricher Ciliaten herumbewegen. Die einzelnen Ciliaten sind enorm groß, bis $^1/_5$ mm im Durchmesser. Sie bewegen sich außerordentlich träge — bei schwacher Vergrößerung nimmt man unter dem Mikroskop bei den meisten nur eine schwerfällige Zitterbewegung wahr, einige sind etwas lebhafter in ihrer Ortsveränderung. Die Tiere erscheinen schwarz oder sehr dunkelgrün, wir sehen, daß nahezu der ganze Chlorophyllgehalt der angestochenen Zellen von ihnen aufgezehrt worden ist; in ihrer Überfülle an Nahrungsballen sind sie schwerfällig geworden. Ihre Untersuchung wird dadurch erschwert, daß sie selbst bei nur leichtem Druck unter dem Deckglas zugrunde gehen; allen mechanischen Insulten gegenüber sind sie im geschilderten vollgefressenen Zustand außerordentlich empfindlich, so daß man schon einige Geduld aufwenden muß, wenn man einige von ihnen zum Zweck genauerer Beobachtung isolieren will. Hier und da findet man neben den lebendigen Ciliaten in den Valoniazellen rundliche Haufen von Nahrungsballen, die die Form der Ciliaten noch einigermaßen erkennen lassen und ohne Zweifel abgestorbene, in Zersetzung begriffene Exemplare darstellen.

Nach Ablauf weiterer 24 Stunden treten an den angestochenen, ciliatenhaltigen Valonien neue Veränderungen ein. Statt der ansehnlichen runden Körperchen füllen ihr Inneres ungezählte kleine Organismen, die mit bloßem Auge gerade noch als schwarze Pünktchen wahrnehmbar sind: die Ciliaten haben sich durch Teilung vermehrt. Die Tochterindividuen haben die Nahrungsballen mitbekommen, erscheinen aber nicht mehr so prall gefüllt, wie die Exemplare der zuerst geschilderten Generation; hier und da zwischen den mißfarbigen, kugeligen Ballen ist das farblose Protoplasma der Ciliaten sichtbar. — In den nächsten Tagen erfolgen noch weitere Teilungsschritte; die Ciliaten werden immer kleiner, ihre Zahl vermehrt sich ins Unermeßliche; um sich von ihrer Gegenwart zu überzeugen, muß man das Mikroskop zu Hilfe nehmen. Je kleiner ihr Format wird, um so lebhafter werden gleichzeitig ihre Bewegungen. Die kleinen Exemplare enthalten je ein oder zwei Nahrungsballen, daneben finden wir völlig inhaltslose in wachsender Zahl.

Dieselben Erscheinungen, die an Rovigneser Material beobachtet wurden, studierte ich in diesem Frühjahr in Neapel. Herr Dr. Géza Entz jun. hatte die große Güte, die Bewohner der Valonien als eine Nassula sp. zu bestimmen. — Da nach Bornet's Beschreibungen und Abbildungen zu schließen die von ihm bei Antibes beobachteten Protozoen mit den von mir an Rovigneser und Neapolitanischem Material gefundenen identisch sein dürften, läßt sich an der weiten Verbreitung der Valonia-bewohnenden Ciliaten im Mittelmeer nicht zweifeln. —

Die hier geschilderten Befunde legen manche Fragen nahe, die auch zu den Problemen der allgemeinen Zellenphysiologie in engen Beziehungen stehen. Vor allem ist zu fragen, warum gerade in den verletzten Zellen die Ciliaten auftreten, ob sie von außen in die angestochenen Zellen eindringen, oder ob sie schon vorher in diesen sich anfhalten und erst nach dem Anstechen so sinnfälliges Aussehen annehmen. Es wäre einerseits sehr wohl vorstellbar, daß die Ciliaten durch die Stichwunde ins Zelleninnere eindringen, und daß selbst der oben erwähnte Plasmapfropf nicht vor ihnen schützt. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß der Inhalt verletzter Siphoneenzellen auf Protozoen chemotaktisch anziehend wirkt. Valoniazellen lassen sich, wie leicht ersichtlich, wegen ihrer Größe unter dem Mikroskop hierauf nicht prüfen; untersucht man aber angeschnittene Schläuche von Bryopsis oder Derbesia in protozoenreichem Wasser, so kann man sich leicht davon überzeugen, daß die austretende Substanz auf verschiedene Protozoenformen anziehend wirkt: vor

dem verletzten Schlauch sammeln sich sehr bald zahlreiche, in lebhafter Bewegung begriffene Protozoen an. Danach ist es leicht verständlich, daß man in abgestorbenen Derbesia- und Bryopsisschläuchen oft zahlreiche Protozoen vereinigt findet. Herr Dr. Géza Entz jun., dem ich für seine freundliche Unterstützung bestens danken möchte, bestimmte die von mir in jenen gefundenen Ciliaten als Lionotus fasciola Müller nnd Plenronema chrysalis Ehrbg. Es wäre nnn sehr wohl möglich, daß auch die Valoniazellen ans ihren Wnnden eine Substanz austreten lassen, welche die Ciliaten den Weg zu den kleinen Zellwunden finden läßt.

Andererseits ist aber daran zu erinnern, daß nicht alle Valoniazellen nach dem Anstechen zu Nassnlakulturen sich umwandeln. Ich habe manche Valoniazellen mehrmals hintereinander angestochen. jedesmal nach der Verheilung der alten Wunde ihnen eine nene beigebracht, ohne die Ciliaten in ihnen zur Entwicklung bringen zu können. Damit es dem Wasser, in welchem die Zellen gehalten wurden, nicht an geeigneten Ciliaten fehle, hatte ich den Inhalt nassulahaltiger Valoniazellen in die Kulturschalen entleert. Diese Erfahrungen sprechen dafür, daß in denjenigen Zellen, die nach dem Anstechen so viele Ciliaten znr Entwicklnng bringen, die Tiere schon vorher heimisch waren, daß aber erst durch die Verwnndung innerhalb der Valoniaschlänche Bedingungen znstande kamen, welche den Protoplasmaschlanch für die Protozoen angreifbar nnd damit das auffällige Wachstum nnd die rapide Teilung der Ciliaten möglich machen.

Um die Frage zu entscheiden, prüfte ich, ob es vielleicht gelingt, nach anderer Vorbehandlnng als dnrch Anstechen die Ciliaten zur Entwicklung zu bringen. Bornet sah nach mechanischer Mißhandlung in den Zellen die — nach ihm ciliatenfreien — Inhaltsblasen entstehen; die Methode hier zur Anwendung bringen, erschien nicht empfehlenswert, da die Bildung kleiner, unkontrollierbarer Wunden wohl nicht ausznschließen war. Ich versuchte daher, die Valoniazellen durch Übertragnng in hypotonische Lösungen zu schädigen und auf ihren Gehalt an Ciliaten zu prüfen. Dabei ließ sich folgendes beobachten. Meerwasser und (süßes) Leitungswasser wurden bei verschiedenen Versuchen im Verhältnis 3:1 und 2:1 gemischt. Die Valoniazellen hielten sich in den hypotonischen Gemischen sehr gut, zeigten aber mancherlei Veränderungen: der Chlorophyllbelag der Zellen blieb nicht mehr gleichmäßig verteilt, sondern zeigte „verzweigt bandförmige oder ringförmige Anhäufung", wie sie Kuckuck (a. a. O.) neuerdings bei Valonia ovalis der Zoosporen-

bildung voransgehen sah. Die erwartete Schwärmsporenbildung[1]) trat bei meinen Exemplaren von V. ntricnlaris nicht ein; vielmehr zeigten sich in mehreren der von mir beobachteten Valoniazellen die beschriebenen Ciliaten — in derselben Verfassnng, wie früher in den angestochenen Zellen. Aus diesen Versuchen mnß ich folgern, daß die Ciliaten, die in den Valoniazellen unter Umständen in so auffälliger Weise zur Entwicklung kommen, nicht erst dnrch irgendwelche Wunden ins Zelleninnere gelangen; vielmehr nehme ich an, daß die Protozoen schon vor der Versuchsanstellung in den Valonien sind, und auch die Zellen, die dnrch ihren homogenen Plasma- und Chlorophyllbelag einen völlig normalen Eindruck machen, in ihrer Vaknole schon tierische Bewohner bergen. Es scheint aber, daß unter normalen Verhältnissen der Plasmaschlauch der Zellen für die Nassula nicht angreifbar ist; erst nach anderweitigen gewaltsamen Eingriffen in das Zellenleben der Valonia — wenn wir durch Anstechen der Zellen die Turgescenz der Zellen aufgehoben haben oder durch Behandlung mit hypotonischen Lösungen die ersten Stadien der Plasmazerklüftung veranlaßt haben — vermögen die Ciliaten den Zellinhalt in sich anfznnehmen. — Worin nnn des näheren die Unangreifbarkeit des Plasmaschlanches gegenüber den Ciliaten beruht, ob eine besonders widerstandsfähige Vakuolenhaut mit im Spiele ist, oder welche andere Faktoren etwa in Betracht zn ziehen sind, vermag ich nicht anzngeben. —

Auch der Beantwortnng unserer ersten Frage, wie eigentlich die Ciliaten in die Valoniazellen hineingelangen, sind wir nicht näher gekommen. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß schon bei der Entstehung von Tochterindividuen diese einige Exemplare der vaknolenbewohnenden Ciliaten mitbekommen. Die direkte Besiedelung der Valonien von anßen werden wir nns nicht anders vorstellen können, als daß bei znfälliger Verwundung oder bei Bildnng der Zoosporen[2]) die Ciliaten den Weg ins Innere der Valonien finden, nnd daß der Inhalt der infizierten Zellen znmeist den Tieren zum Opfer fällt; vielleicht gibt es nnter den infizierten Individuen immer einige,

---

[1]) Daß viele Algen durch Übertragen in hypotonische Lösungen znr Zoosporenbildung angeregt werden können, wissen wir ans den Untersuchnngen von Klebs (vgl. besonders: Bedingungen der Fortflanzung bei einigen Algen nnd Pilzen, Jena 1896).

[2]) Kuckuck hat a. a. O. an V. ovalis festgestellt, daß bei der Zoosporenbildung sich hier und da feine Öffnungen in der Zellmembran bilden, welche den entstandenen Schwärmsporen den Austritt gestatten und sich später wieder schließen.

deren Protoplasma und deren Leben zunächst noch erhalten bleibt und erst bei späteren Eingriffen verloren geht.

Ein Ausschlüpfen der Protozoen aus den Valoniahäuten habe ich bisher niemals beobachten können. Doch läßt sich annehmen, daß der Gallertpfropf, der die Stichwunden der Valonien zum Verschluß bringt, früher oder später in Zersetzung übergeht, und daß dadurch der Ausgang für die Tiere frei wird.

Halle a. S., Juni 1904.

Protozoen-Literatur

1904. I. Teil.

[Zusammengestellt vom Herausgeber.]

Allgemeines.

Bastian, H. C.: Studies of Heterogenesis. London 1904 8° 354 p. 815 Fig.

Boveri, Th.: Ergebnisse über die Konstitntion der chromatischen Snbstanz des Zellkerns. Jena (Gustav Fischer) 1904 130 p. 75 Textfig.

Castellani, A. & G. C. Low: Parasites and parasitic diseases in Uganda. in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. v. 8 1904 H. 3 p. 109—114.

Galli-Valerio, B.: Notes de parasitologie. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 81—91.

Goldschmidt, R.: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. (Vorl. Mitt.) in: Biol. Zentralbl. v. 24 1904 p. 241—251.

Hartmann, M.: Die Fortpflanznngsweise der Organismen, Nenbenennnng und Einteilnng derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen nnd Dicyemiden. in: Biol. Zentralbl. v. 24 1904 p. 18—61 8 Textfig.

Klebs, G.: Über Probleme der Entwicklung. in: Biol. Zentralbl. v. 24 1904 p. 257—267.

Rohde, E.: Untersuchungen über den Bau der Zelle. II. Über eigenartige aus der Zelle wandernde „Sphären" und „Centrosomen", ihre Entstehung und ihren Zerfall. III. Die Entstehnng von Mitochondrien und Chondromiten aus eigenartigen intra- und extracellulären „Sphären". in: Zeitschr. wiss. Zool. v. 75 1904 p. 177—220 Taf. 17—19; v. 76 1904 p. 53—93 Taf. 6—7.

Wellman, F. C.: Brief conspectus of the tropical diseases common in the Highlands of West Central Africa. in: Journ. trop. Med. v. 7 Nr. 4 1904 (Februar) p. 52—56. [Malaria, Dysenterie, Trypanosomiasis.]

I. Kl.: *Sarcodina.*

I. Snbkl.: *Rhizopoda.*

Awerinzew, S.: Über die Teilnng bei Amoeba protens Pall. sp. in: Zool. Anz. v. 27 1904 p. 399—400.

Fisch, R.: Über die Behandlung der Amöbendysenterie. in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. v. 8 1904 H. 5 p. 207—212.

Girty, G. A.: Triticites, a New Genus of Carboniferous Foraminifers. in: Amer. Journ. Sc. (4) v. 17 p. 294—240 5 Fig.

Hinde, G. J.: On the Structure and Affinities of the Genus Porosphaera Steinmann. in: Journ. microsc. Sc. 1904 H. 2 [Foraminifera].

Koch, J. A.: Tropische Leberabscesse [Amöben!]. in: Mitteil. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. v. 13 1904 H. 1.

Penard, E.: Quelques nouveaux Rhizopodes d'eau douce. in: Arch. f. Protistenk. v. 3 H. 3 1904 p. 391—422 11 Textfig.

Rzehak, A.: Über das Vorkommen von Foraminiferen in den Ablagerungen der pannonischen Stufe in Mähren. in: Zeitschr. mähr. Landesmus. v. 4 1904 p. 55—69.

Siddebottom, H.: Report on the Recent Foraminifera from the Coast of the Island of Delos (Grecian Archipelago). in: Mem. Proc. Manchester liter. philos. Soc. v. 48 Nr. 5 1904 22 p. 4 Taf. 9 Textfig.

Verdun: Sur quelques caractères spécifiques de l'amibe de la dysenterie et des abcès tropicaux du foie (Amœba coli Losch). in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 5 p. 183—185.

—: Procédé du coloration de l'amibe de la dysenterie et des abcès tropicaux du foie. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 5 p. 181—182.

Wellman, F. C.: cf. sub. Protozoa, Allgemeines.

II. Subkl.: *Heliozoa.*

Hertwig, R.: Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni, nebst Bemerkungen zur Ätiologie der Geschwülste. in: Festschrift zum 70. Geburtstag von E. Haeckel. Jena (Gustav Fischer) 1904 4° p. 303—354 4 Taf.

Penard, E.: Les Héliozoaires d'eau douce. Genève (H. Kündig) 1904 1 vol. 4° 341 p. Zahlreiche Textfig.

III. Subkl.: *Radiolaria.*

II. Kl.: *Mastigophora.*

I. Subkl.: *Euflagellata.*

Adams, A. M.: Trypanosomiasis and morbus dormitiva. in: Brit. med. Journ. 1904 (16. April) Nr. 2259 p. 889.

Bettencourt, A., Kopke, A., de Recende, G. & Mendes, C.: Über die Ätiologie der Schlafkrankheit. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 45, 292, 316.

Broden, A.: La infections à Trypanosomes au Congo chez l'homme et les animaux. in: Bull. Soc. études colon. 1904 (Februar) 25 p. 11 Fig.

Brumpt, E.: La maladie désignée sous le nom d'Aïno par les Somalis de l'Ogaden est un Trypanosome probablement identique au Nagana de l'Afrique orientale. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 14 (29. April) p. 673—675.

Brumpt & Wurtz: Maladie du sommeil expérimentale chez les Souris, Rats, Cobayes, Lapins, Marmottes et Hérissons. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 12 (26. März) p. 567—569. — Maladie du sommeil expérimentale chez les

Singes d'Asie et d'Afrique. Ibid. p. 569—571. — Maladie du sommeil expérimentale chez les Singes d'Amériqne, les Makis de Madagascar. le Chien et le Porc. Ibid. p. 571—573.

—: Essai de traitement de la maladie dn sommeil expérimentale. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 16 (13. Mai) p. 756—758.

Castellani, A.: Die Ätiologie der Schlafkrankheit der Neger. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 62—67 1 Taf.

Dimmock, H. P.: Trypanosomiasis. in: Indian med. Gaz. v. 39 1904 Nr. 5 p. 176.

Dupont, H.: Contribntion á l'étnde de la maladie dn sommeil. in: Le Caducée 1904 (16. April) p. 103—106 1 Textfig.

Dutton, J. E. & J. L. Todn: First report on the trypanosomiasis expeditiou to Senegambia (1902). in: Liverpool School of trop. med. Mem. 11 1904 4° 57 p. 5 Taf. 1 Karte.

Dutton, J. E., J. L. Todd & C. Christy: Human Trypanosomiasis on the Congo. in: Brit. med. Jonrn. 1904 (23. Jan.) Nr. 2247 p. 186—188.

Ehrlich, P. & K. Shiga: Farbentherapentische Versuche hei Trypanosomenerkrankng. in: Berl. klin. Wochenschr. 1904 (28. März) p. 329—332, (4. April) p. 362—365.

Foà, A: Ricerche intorno a dne specie di fiagellati parassiti. in: Rendic. Accad. Lincei v. 13 1904 (7. Februar) p. 121—130 6 Textfig.

Galli-Valerio: cf. snb Protozoa, Allgemeines.

Greig, E. D. W. & A. C. H. Gray: Note on the lymphatic glands in sleeping sickness. in: Brit. med. Journ. 1904 (28. Mai) Nr. 2265 p. 1252.

Günther & Weber: Ein Fall von Trypanosomenkrankheit beim Menschen. in: Münch. med. Wochenschr. v. 51 Nr. 24 1904 (14. Juni) p. 1044—1047 4 Textfig.

Guiart, J.: Morphological considerations on the anterior extremity of the trypanosome. in: Journ. trop. Med. v. 7 Nr. 1 1904 (1. Jannar) p. 6—8 1 Textfig.

Hintze, K.: Die Schlafkrankheit in Togo. in: Dentsch. med. Wochenschr. v. 30 1904 Nr. 20, 21.

Keysselitz, G.: Über Trypanophis grobbeni (Trypanosoma grobbeni Poche). in: Arch. f. Protistenk. v. 3 1904 p. 367—375 3 Textfig.

Laveran, A.: Action dn sérum humain sur qnelqnes Trypanosomes pathogènes, action de l'acide arsénienx sur Tr. gambiense. in: C. R. Ac. Sc. Paris v. 138 1904 Nr. 8 (22. Februar) p. 450—453.

—: Sur l'agent pathogène de la trypanosomiase hnmaine, Tr. gambiense Dutton. in: C. R. Ac. Sc. Paris v. 138 1904 Nr. 14 (5. April) p. 841—844.

—: Sur l'éxistence d'une Trypanosomiase des Eqnidés dans la Guinée française. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 (27. Februar) p. 326—327.

Laveran, A. & F. Mesnil: Sur nn Trypanosome d'Afriqne pathogène pour les Eqnidés, Tr. dimorphon Dutton et Todn. in: C. R. Ac. Sc. Paris v. 138 1904 Nr. 12 (21. März) p. 732—737 Textfig.

Léger, L.: Snr la morphologie dn Trypanoplasma des Vairons et snr les affinités des Trypanoplasmas. in: C. R. Ac. Sc. Paris v. 138 1904 (28. März) p. 824—825; (4. April) p. 856—859 5 fig. in texte.

Lingard, A.: The giant Trypanosoma discovered in the blood of bovines. in: Zentralbl. f. Bakteriologie Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 234—239 1 Taf.

Low, G. & F. W. Mott: The examination of the Tissues of the case of sleeping sickness in a European. in: Brit. med. Jonrn. 1904 Nr. 2261 (30. April)

Marchand, F. & J. C. G. Ledingham: Zur Frage der Trypanosomainfektion beim Menschen. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 594—598 1 Textfig.

—: On the question of trypanosoma infection in man. in: Lancet 1904 v. 1 Nr. 3 p. 149—150 1 Fig.

Navarre, P. J.: Maladies à trypanosomes de l'homme. in: Lyon. méd. Ann. 36 1904 Nr. 11 p. 514—521.

Nicolas, A.: La maladie du sommeil, les trypanosomes, la tsétsé. in: Journ. de méd. de Paris 2. ser. v. 16 1904 p. 39.

Novy, F. G., McNeal & J. Ward: On the cultivation of Trypanosoma brucei. in: Journ. of infect. diseases Chicago v. 1 1904 Nr. 1 p. 1—30.

Panse: Trypanosoma Theileri (?) in Deutsch-Ostafrika. in: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. v. 46 1904 H. 3.

Petrie, G. F.: A note on the occurrence of a Trypanosome in the rabbit. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 484—486.

Prowazek, S.: Die Entwicklung von Herpetomonas, einem mit den Trypanosomen verwandten Flagellaten. (Vorl. Mitteil.) in: Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte v. 20 1904 p. 440—452 7 Fig.

—: Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. in: Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte v. 21 1904 p. 1—41 4 Taf.

Rouget, J.: Trypanosome de la dourine: son inoculation aux souris et aux rats. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 16 (13. Mai) p. 744—745.

Roujas, H.: La maladie du sommeil [Thèse de Paris] 1904 8°.

Ruata, G. R.: Trypanosomiasis in Man. in: Journ. trop. medic. v. 7 1904 Nr. 10 (16. Mai) p. 147—149 (contin.).

Sabrazès, J. & L. Muratet: Trypanosome de l'Anguille. — Processus de division. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 2 (22. Jannar) p. 66—68.

— —: Vitalité du Trypanosome de l'Anguille dans des sérosités humaines et animales. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 4 (5. Februar) p. 159.

Sambon, L.: The elucidation of sleeping sickness. in: Journ. trop. med. v. 7 1904 Nr. 4 p. 61—63, Nr. 5 p. 68—74, Nr. 6 p. 87—91.

Schaudinn, F.: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. (Vorl. Mitteil.) in: Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte v. 20 1904 p. 387—439 20 Fig.

—: Change of generation and host in Trypanosoma and Spirochaete. (Translated from the German by P. Falcke.) in: Journ. trop. Med. v. 7 1904 Nr. 11 (contin.) Juni p. 171—174.

Sergent, Ed. e Ét.: Note préliminaire sur une Trypanosomiase des dromadaires d'Algerie. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 (23. Januar) p. 120.

—: Sur un Trypanosome nouveau, parasite de la grenouille verte. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 3 (29. Jannar) p. 123—124 1 Textfig.

—: Seconde note sur une Trypanosomiase des dromadaires d'Algerie. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 20 (10. Juni) p. 914—916.

Stähelin: Stoffwechsel und Energieverbrauch bei der Surraerkrankung. in: Arch. f. Hyg. v. 50 1904 H. 1.

Stephens, J. W. W.: Sleeping sickness. in: Nature v. 69 1904 Nr. 1789 p. 345—347 2 Textfig.

Thomas, H. W., C. M. McGill & S. F. Linton: A comparison of the animal reactions of the Trypanosomes of Uganda and Congo free State sleeping sickness

with those of Trypanosoma gambiense. in: Lancet 1904 v. 1 Nr. 4211 (14. Mai) p. 1337—1340.

Wellman, F. C.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.

II. Subkl.: ***Choanoflagellata.***

III. Subkl.: ***Cystoflagellata.***

IV. Subkl.: ***Dinoflagellata.***

Zederbauer, E.: Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von Ceratium hirundinella. in: Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1904 p. 1—9 Taf. 1.

III. Kl.: *Sporozoa.*

Allgemeines.

Brasil, L.: Contribution à la connaissance de l'appareil digestiv des Annélides polychètes. [Capitel V p. 213—238: Les Sporozoaires parasites de la Pectinaire.] in: Arch. zool. expér. sér. 4 Ann. 32 1904 p. 91—254 Taf. 4—8 24 Textfig.

Léger, L.: Sporozoaires parasites de l'Embia Solieri Rambur. in: Arch. f. Protistenk. v. 3 H. 3 1904 p. 358—366 7 Textfig.

I. Subkl.: *Telosporidia.*

I. Ordn.: *Gregarinida.*

Brasil, L.: cf. sub Sporozoa, Allgemeines.

Léger, L.: cf. sub Sporozoa, Allgemeines.

—: La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. In: Arch. f. Protistenk. v. 3 H. 3 1904 p. 303—337 2 Taf. 8 Textfig.

II. Ordn.: *Coccidiida.*

Brasil, L.: cf. sub Sporozoa, Allgemeines.

Léger, L.: cf. sub Sporozoa, Allgemeines.

Wasielewski, Th. v.: Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen. I. Untersuchungen über den Bau, die Entwicklung und über die pathogene Bedeutung der Coccidien. Leipzig (J. A. Barth), 1904 8° 180 p. 24 Textfig. 7 Taf. 6 Mark.

III. Ordn.: *Haemosporidiida.*

Anderson, J. T.: Spotted fever (tick fever) of the Rocky mountains, a new disease. in: Indian med. Gaz. v. 39 1904 Nr. 5 p. 191—196. [Literaturanszug.]

d'Arenberg, Prince: Sur une expérience faite par la Compagnie de Suez pour la suppression du paludisme par la destruction des moustiques. in: C. R. Ac. Sc. Paris v. 138 1904 Nr. 11 p. 670—673.

Berestneff, N.: Über das Leucocytozoon Danilewsky's. in: Arch. f. Protistenk. v. 3 H. 3 1904 p. 376—386 1 Taf.

Billet, A.: A propos de l'Hémogregarine du crapaud de l'Afrique du Nord. — Sur une Hémogregarine karyolysante de la couleuvre vipérine. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 (19. März) p. 482—485 1 Textfig.

—: A propos de l'Hémogregarine de l'Emys leprosa de l'Afrique du Nord. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 (16. April) p. 601—603 1 Textfig.

—: Sur l'hémogrégarine du lézard ocellé d'Algerie. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 16 (13. Mai) p. 741—743 10 Textfig.

Boyce: The effects of the anti-malarial campaign at Ismailia. in: Journ. trop. med. v. 7 1904 Nr. 5 p. 75.

Celebrini, E. v.: Malariatilgung im Küstenlande im Jahre 1903. in: Das österr. Sanitätswesen Jahrg. XVI 1904 Nr. 19—20.

Cheinisse, L.: La théorie des moustiques peut-elle être admise comme base unique de l'étiologie et de la prophylaxie du paludisme et de la fièvre jaune. in: La semaine médicale Ann. 24 1904 Nr. 23 p. 177—179.

Dalgetty, A. D.: Canine malaria. in: Journ. trop. Med. v. 7 1904 (1. März) p. 67—68.

Dschunkowsky, E. & J. Luhs: Die Piroplasmosen der Rinder. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 486—494 3 Taf.

Ducloux, L.: Sur une hémogregarine de l'Emys leprosa. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 (26. März) p. 564—565.

Edington, A.: Further remarks on the production of a malarial form of South African Horse-sickness. in: Journ. of Hyg. v. 4 1904 Nr. 1 p. 11—21 1 Taf.

Foael, A.: Zur Malariafrage. in: Münch. med. Wochenschr. v. 51 1904 Nr. 13 p. 562.

Galli-Valerio, B.: Die Piroplasmose des Hundes. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Ref.) v. 34 1904 p. 367—372 3 Fig. 1 Kurve.

—: cf. sub Protozoa, Allgemeines.

Geaoë, E.: Über den endogenen Entwicklungsgang des Malariaparasiten auf Grund beobachteter Fälle. in: Pester med.-chir. Presse Jahrg. 40 1903 Nr. 6 p. 133—138; 1904 Nr. 7 p. 157—160, Nr. 8 p. 181—187, Nr. 10 p. 232—236, Nr. 12 p. 283—286.

Giles, G. M.: Cold weather mosqnito. Notes form India. — Malaria in Umritzar and its causes. in: Journ. trop. med. v. 7 1904 Nr. 6 p. 83—86.

Grabham, M.: On the alleged transmissibility of the malaria parasites from mother to infant. in: Brit. med. Journ. 1904 (4. Juni) Nr. 2266 p. 1312.

Grawitz, E.: Bemerknngen zn dem Artikel über „Die basophilen Körnungen im Blnte Malariakranker nnd ihre Bedeutnng" von Moritz Silberstein in in Nr. 1 dieses Bandes vom 5. Nov. 1903. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 593.

Koch, R.: Rhodesian redwater or African coast fever. in: Agricult. Journ. of the Cape of good hope v. 24 1904 Nr. 1 p. 33—43.

Laveran, A.: Prophylaxie du paladisme. Paris (Masson & Co.) 1904 20 Fig. 2,50 M.

—: Sur la prophylaxie dn paladisme à Madagascar, principalement dans l'armée. in: Bnll. Ac. méd. Paris sér. 3 v. 51 1904 p. 183—190.

Laveran, A. & F. Mesnil: Nouvelles observations sur Piroplasma donovani Lav. & Mesnil. in: C. R. Ac. Sc. Paris v. 138 1904 p. 187—189.

Lenz, O.: Die Malaria-Assanierung der Außenwerke der Seefestung Pola. in: Wien. klin. Wochenschr. 1904 Nr. 1 p. 1—21.

Lingard, A.: Can the Piroplasma higeminum find a habitat in the human snbject? in: Zentralhl. f. Bakteriol. Aht. I (Orig.) v. 36 1904 p. 214—216 1 Tsf.

Lingard, A. & E. Jenninos: A preliminary note on a pyroplasmosis found in man and in some of the lower animals. in: Indian med. Gaz. v. 39 1904 Nr. 5 p. 161—165 3 Taf.

Mine, N.: Die Malaria in Formosa und ihre erfolgreiche Bekämpfung unter der japanischen Besatzung. in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. v. 8 1904 H. 1 p. 21—24.

Digitized by Google

Nicolle, C.: Sur une Hémogregarine du Crapaud. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 (27. Februar) p. 330—332.

—: Sur une Hémogregarine karyolysante de Gongylus ocellatus. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 (16. April) p. 608—609.

—: Sur une Hémogregarine de Lacerta ocellata. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 20 (10. Juni) p. 912—915 8 Textfig.

Piot Bey, J. B.: Hyperthermie cadavérique dans la malaria bovine. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 13 (22. April) p. 606—608.

Plehn, A.: Die Ergebnisse der neuesten Forschungen auf dem Gebiete der Malariaepidemiologie. in: Arch. f. Hyg. v. 49 1904 H. 1 p. 1—46.

Powell, A.: The blood examination of three thousand four hundred cases of febrile disease in Bombay. Seasonal prevalence of the different malaria parasites. The diagnosis of the variety of the young stained parasites. in: Indian. med. Gaz. v. 39 1904 Nr. 2 p. 41—45 Fig.

Pulstinger: Über das Verschwinden der Malaria in Germersheim. in: Münch. med. Wochenschr. v. 51 1904 Nr. 5 p. 207—208.

Ross, R.: The thick-film process for the detection of organism in the blood. in: Thomson Yates and Johnston Laborat. Rep. v. 5 1903 fasc. 1 p. 115—118 1 Taf.

—: Das Malariafieber, dessen Verhütung und Behandlung. (Süßerott's Kolonialbibliotbek v. VI) 8° 56 p. Berlin (Süßerott) 1904 2,50 M.

Rowley, M. E.: Some unusual forms of malarial parasites. in: Bull. of Johns Hopkins Hosp. v. 15 1904 Nr. 154 p. 1.

Schaudinn, F.: cf. sub Euflagellata.

Sergent, Ed. & Ét.: Sur les Hématozoaires des oiseaux d'Algerie. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 4 (5. Februar) p. 132—133.

—: Sur une Hémogregarine, parasite de Testudo mauritanica. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 4 (5. Februar) p. 130—131.

—: Essai de campagne antipalndique selon la méthode de Koch. (Lac de Grand-Lieu 1903.) In: Ann. de l'inst. Pasteur Ann. 18 1904 Nr. 2 p. 49—63 1 Fig.

—: Campagne antipalndique en Algérie (1903). in: Ann. de l'inst. Pasteur Ann. 18 1904 Nr. 2 p. 64—97 8 Fig.

Silberstein, M.: Die basophilen Körnungen im Blute Malariakranker und ihre Bedeutung. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 68—80.

Stephens, J. W. W.: The anti-malarial operations at Mian Mir (Punjab). in: Lancet 1904 v. 1 Nr. 10 p. 637—638.

Stephens & Christophers: Summary of researches on native malaria and malarial prophylaxis, on black water fever: its nature and prophylaxis. in: Thompson Yates and Johnston Laborat. Rep. v. 5 1903 fasc. 1 p. 219—233.

—: The practical study of malaria and other blood parasites. London (Longmans) 1904 8°.

Travers, E. A. O.: Bericht über mit Erfolg durchgeführte Arbeiten zur Bekämpfung der Malaria in Selangor. in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. v. 8 1904 H. 5 p. 213—218.

Truc, H.: Impaludisme, décollement rétinien et responsabilité patronale. in: Rev. gén. d'ophtalmol. Ann. 23 1904 Nr. 2 p. 49—52.

Waters, E. E.: Malaria: as seen in the Andamans penal settlement. in: Indian med. Gaz. v. 39 1904 Nr. 1 p. 7—12.

Wellman, F. C.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.

Wilson, L. B. & W. M. Chowning: Studies in pyroplasmosis hominis („Spotted fever" or „tick fever" of the Rocky Mountains). in: Journ. of infect. diseas. Chicago v. 1 1904 Nr. 1 p. 31—57 2 Taf. 1 Textfig. 1 Karte.

Zeri, A.: La infezione malarica perniciosa. in: Policlinico v. 11 1904 Nr. 4.

II. Subkl.: *Neosporidia.*

I. Ordn.: *Myxosporidia.*

Caullery, M. & F. Mesnil: Sur un type nouveau (Sphæractinomyxon stolzi n. sp.) d'Actinomyxidies, et son développement. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 9 (11. März) p. 408—410. — Sur les affinités des Actinomyxidies. Ibid. p. 410—412.

Léger, L.: Considérations sur le genre Triactinomyxon et les Actinomyxidies. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 19 (3. Juni) p. 846—848.

—: Sur la sporulation du Triactinomyxon. in: C. R. Soc. Biol. v. 56 1904 Nr. 19 (5. Juni) p. 844—846 4 Textfig.

Plehn, M.: Woher stammt die Drehkrankheit der Salmoniden? in: Allgem. Fischerei-Ztg. 1904 Nr. 8 p. 151—153 3 Textfig.

Stempell, W.: Über die Entwicklung von Nosema anomalum Monz. in: Zool. Anz. v. 27 1904 Nr. 9 p. 293—295 5 Textfig.

Woodcock, H. M.: On Myxosporidia in flat fish. in: Trans. biolog. Soc. of Liverpool v. 18 1904 p. 46—61 1 pl.

II. Ordn.: *Sarcosporidia.*

Rievel & Behrens: Beiträge zur Kenntnis der Sarcosporidien und deren Enzyme. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 341—352 4 Textfig.

IV. Kl.: *Infusoria.*

I. Subkl.: *Ciliata.*

Brandes, G.: Die elastische Faser des Vorticellenstiels. in: Zeitschr. Nat. v. 76 1904 p. 368—369.

Loewenthal, W.: Das Auftreten eines Mikronukleus-artigen Gebildes bei Opalina ranarum. in: Arch. f. Protistenk. v. 3 H. 3 1904 p. 387—390 10 Textfig.

Popow, M.: Opercularia clepsinis nov. sp. in: Zool. Anz. v. 27 1904 p. 340—343 2 Fig.

Robin, W.: Zwei durch Balantidium coli hervorgerufene Colitisfälle. in: Arch. f. Verdauungskrankheiten v. 10 1904 H. 1 p. 68—81.

II. Subkl.: *Suctoria.*

Awerinzew, S.: Astrophrya arenaria nov. gen., nov. spec. in: Zool. Anz. v. 27 Nr. 14 1904 p. 425—426 1 Textfig.

Protisten von fraglicher systematischer Stellung.

Bentley, C. A.: A short note on the parasites of kala-azar. in: Indian. med. Gaz. 1904 (Mars) p. 81—82 1 Textfig.

Digitized by Google

Christophers, S. R.: A preliminary report on a parasite found in persones suffering from enlargement of the spleen in Inde. in: Scientific Memoirs by Off. of the med. a sanit. dep. of the governm. of India. New Ser. Nr. 8 1904 p. 1—17 2 T.

Cook, A. R.: Relapsing fever in Uganda. in: Journ. trop. Med. v. 7 1904 Nr. 2 p. 24—26 (15. Jan.) 3 Textfig.

Djatschenko, E.: Zur Frage über den Erreger der toxämischen Hämoglobinurie bei dem Vieh in Kuban (Rußland). in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 727—729.

Hill, L. G.: A case of Spirillum fever. in: Journ. trop. Med. v. 7 1904 Nr. 3 p. 35.

Leishman, W. B.: Note on the nature of the parasitic bodies found in tropical splenomegaly. in: Brit. med. Journ. 1904 (6. Febr.) Nr. 2249 p. 303.

Levaditi, C.: Contribution à l'étude de la spirillose des poules. in: Ann. de l'inst. Pasteur Ann. 18 1904 p. 129—149 1 Taf.

Manson, Patrick: Recurrent fever associated with spirilla in the blood in a patient form Gibraltar. in: Brit. med. Journ. 1904 (5. März) Nr. 2253 p. 528 1 Textfig.

Manson, Patrick & G. C. Low: The Leishman-Donovan body and tropical splenomegaly. in: Brit. med. Journ. 1904 (23. Jan.) Nr. 2247 p. 183—186 1 planche.

— —: The Leishman-Donovan body. in: Brit. med. Journ. 1904 (28. May) Nr. 2265 p. 1251.

Martzinowsky, E. T. & S. L. Bogroff: Etiologie du bouton d'Orient. in: Meditzinskoie Obozrenie (Russ.) 1904.

Mezincescu, D.: Über ein Eiterspirillum. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I Orig. v. 35 1904 p. 201—202 4 Textfig.

Neave, S.: Leishmania donovani in the Sondan. in: Brit. med. Journ. 1904 (28. May) Nr. 2265 p. 1252.

Powell, A.: The morphology of the spirillum of relapsing fever. in: Brit. med. Journ. 1904 (30. April) Nr. 2261 p. 1014.

Rogers, L.: Note on the occurrence of Leishman-Donovan Bodies in „cachexial fevers" including kala-azar. in: Brit. med. Journ. 1904 (28. May) Nr. 2265 p. 1249—1251.

Ross, R.: Leishmania donovani found in kala-azar. in: Brit. med. Journ. 1904 (2. Januar) Nr. 2244 p. 160 corresp.

Theiler, A.: Spirillosis of cattle. in: Journ. of compar. Path. a Therap. v. 17 1904 (März) p. 47—55.

Woodcock, H. M.: Note on remarcable parasite of plaice and flounders. in: Trans. biolog. Soc. of Liverpool v. 18 1904 p. 63—72 1 pl.

Pseudo-Protozoen?

Bertarelli, E. & G. Volpino: Morphologische und biologische Beobachtungen über einen Fall von Wutkrankheit beim Menschen, mit besonderer Rücksicht auf die Gegenwart und Verteilung der Negri'schen Körperchen im Zentralnervensystem. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 221—223.

— —: Nachforschungen und experimentelle Beobachtungen über die Wutkrankheit. in: Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Orig.) v. 35 1904 p. 729—741.

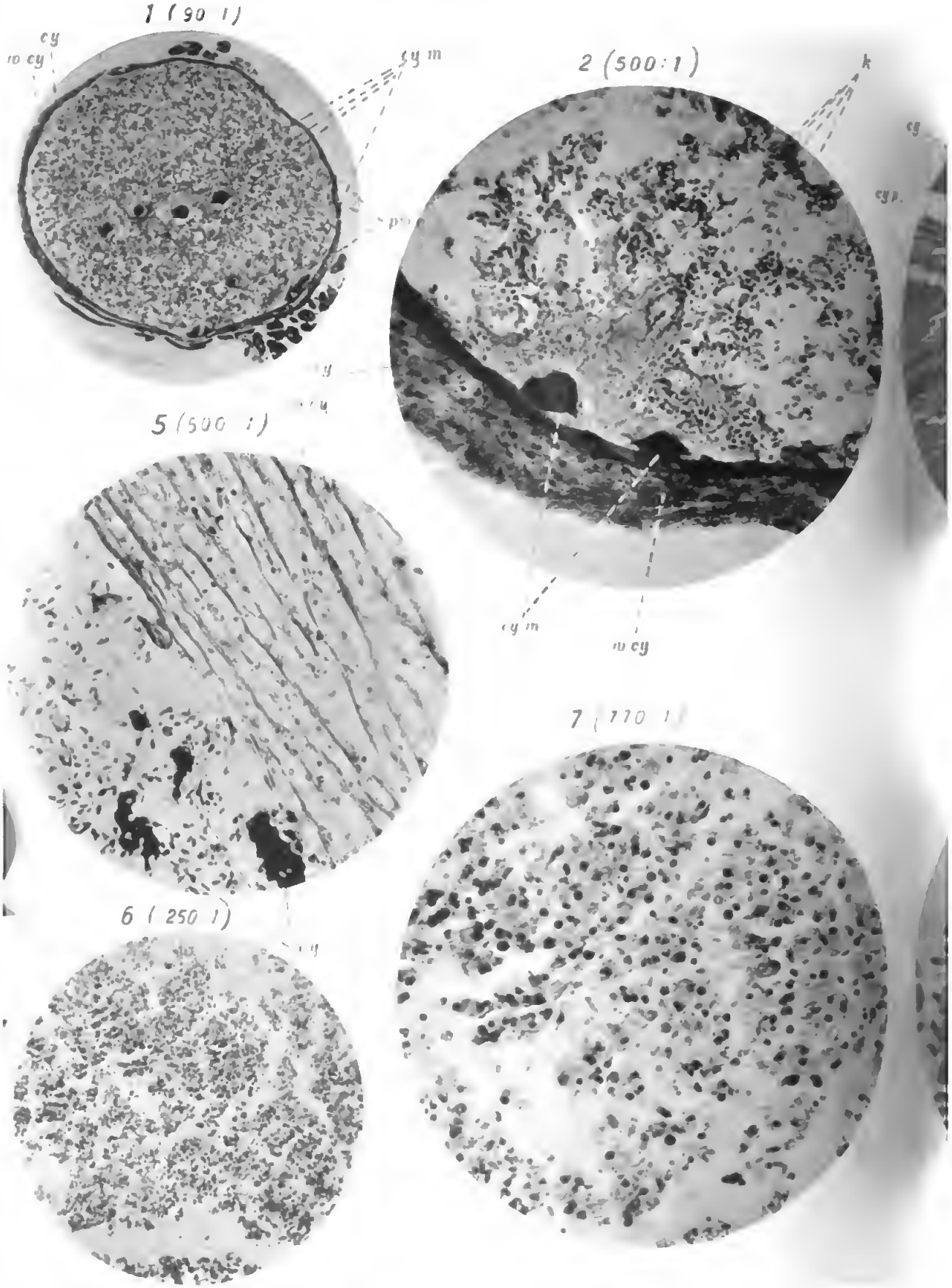
Cohn, E.: Zur Kenntnis des Erregers der „Dermatites coccidioides". in: Hygien. Rundschau v. 14 1904 (15. Januar) p. 60—68.

Grassi, B. & L. Munaron: Ricerche preliminari diritti a precisare la Causa del gozzo e del cretinismo endemici. in: Rendic. d. r. Accad. dei Lincei T. XIII 1904 p. 57—65.

Mallory, F. B.: Scarlet fever. Protozoon like bodies found in four cases. in: Journ. of med. Research Boston v. 10 1904 Nr. 4 p. 483—492 2 Taf.

Volpino, G.: Sulla fine struttura dei corpi di Negri nella rabbia. in: Riv. d'igiene e sanita pubbl. Ann. 15 1904 Nr. 7 p. 240—242.

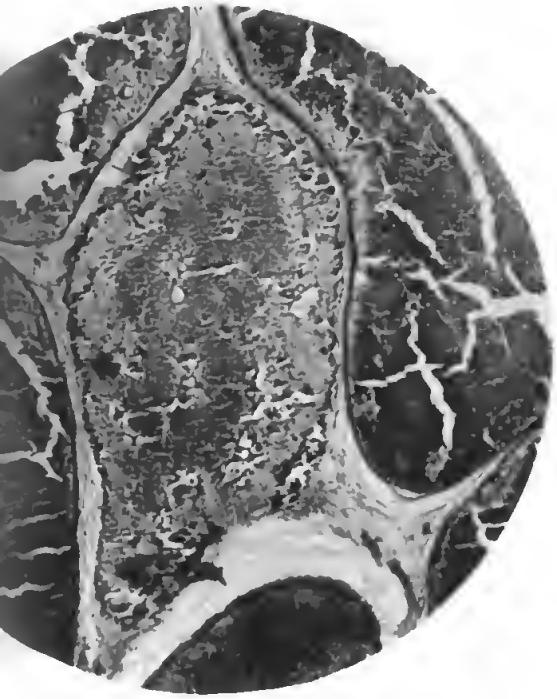
Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.



W. Stempell phot.

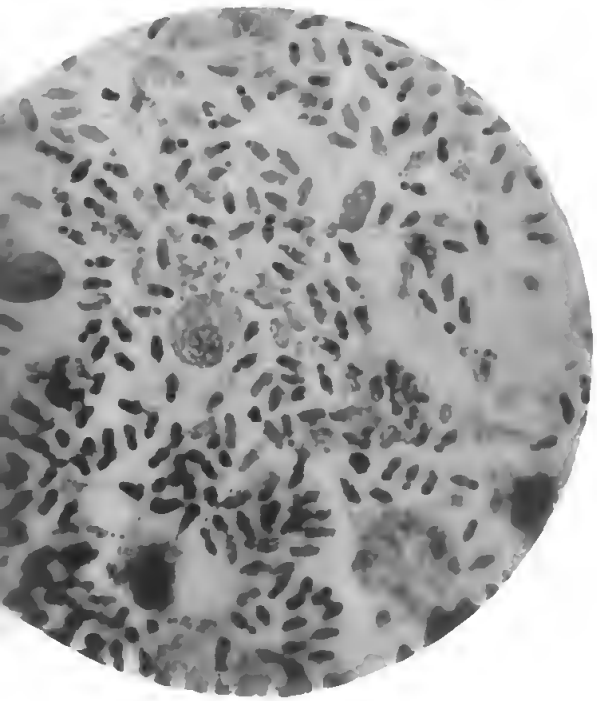
Verlag von Gust

3 (38 : 1)

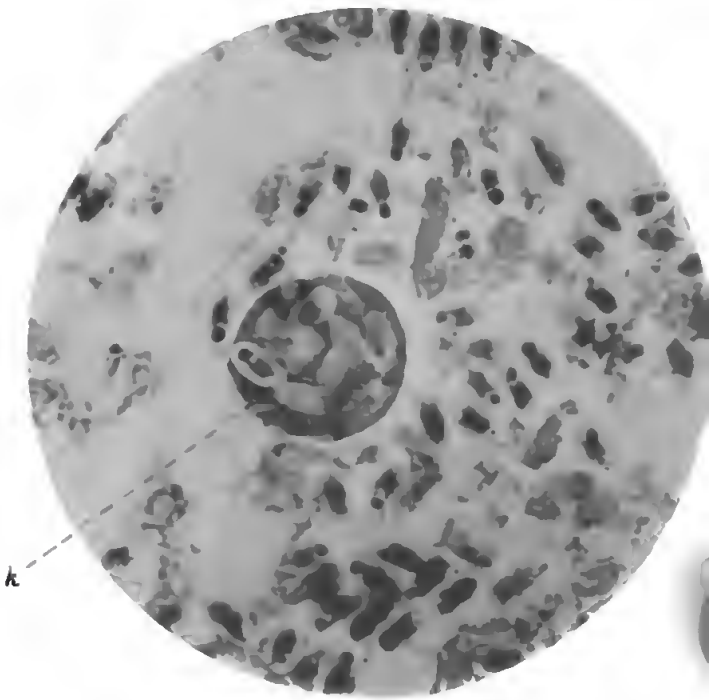


4 (150 : 1)

8 (1000 : 1)



9 (1500 : 1)



Fischer in Jena.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

10 (1 1).

15.

16.

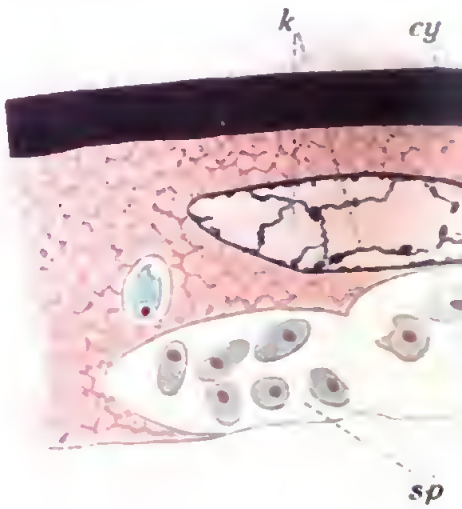
17.

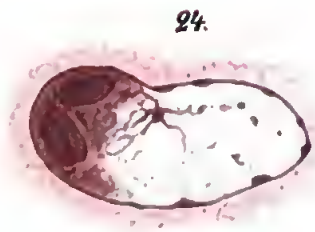
18.

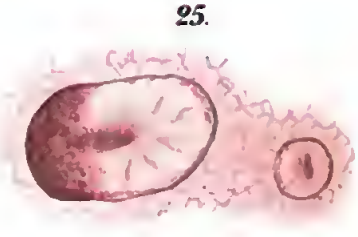
19.
20.

cy
m cy

k
21.
cy
sp

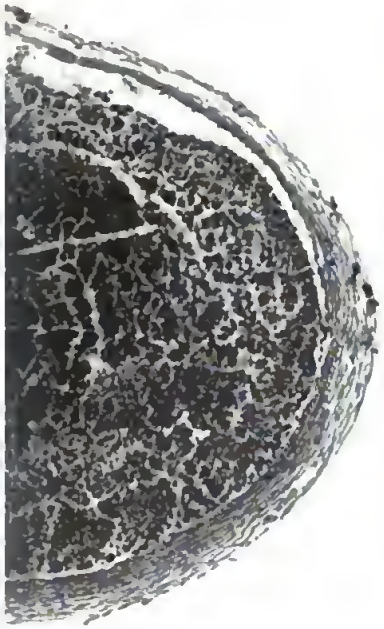

k
cy
sp


24.

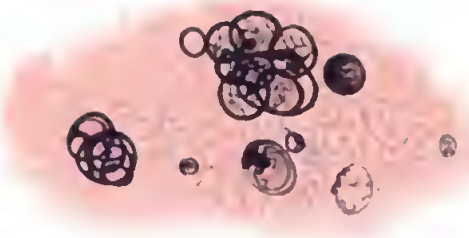

25.

26

11 (30. 1).

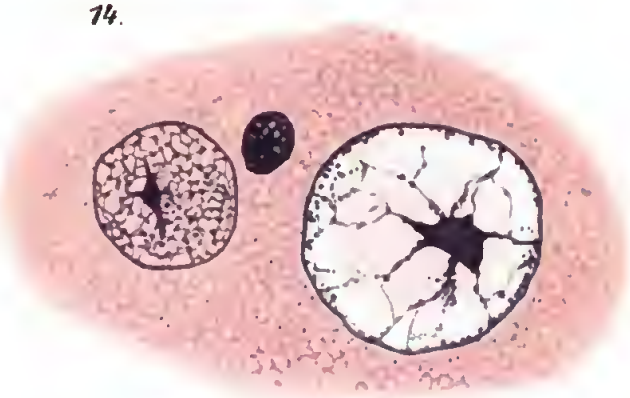


12.

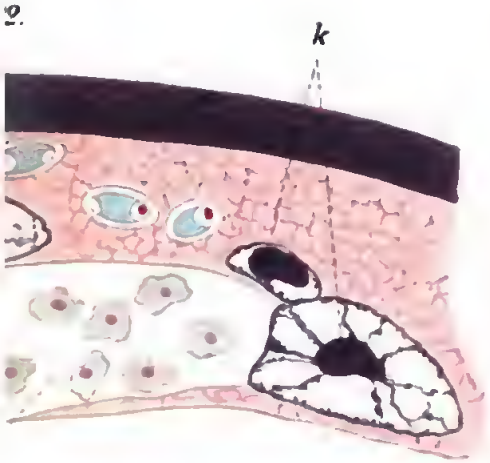


13.

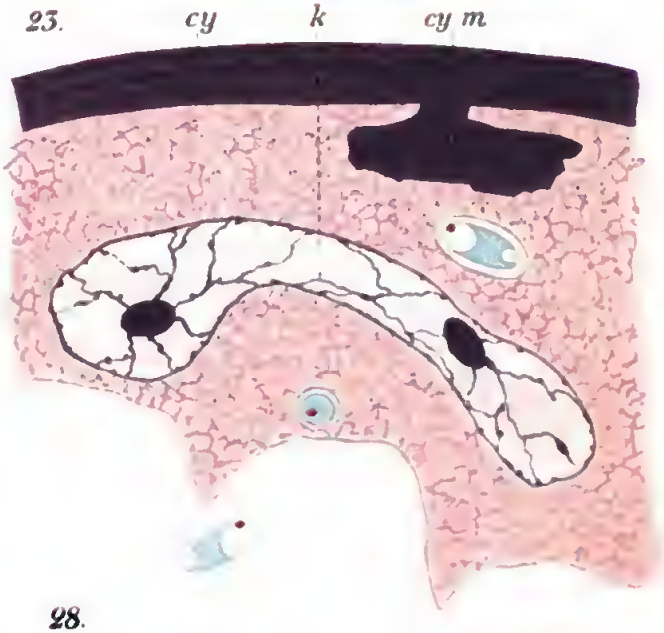
14.



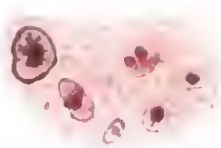
2.



23.

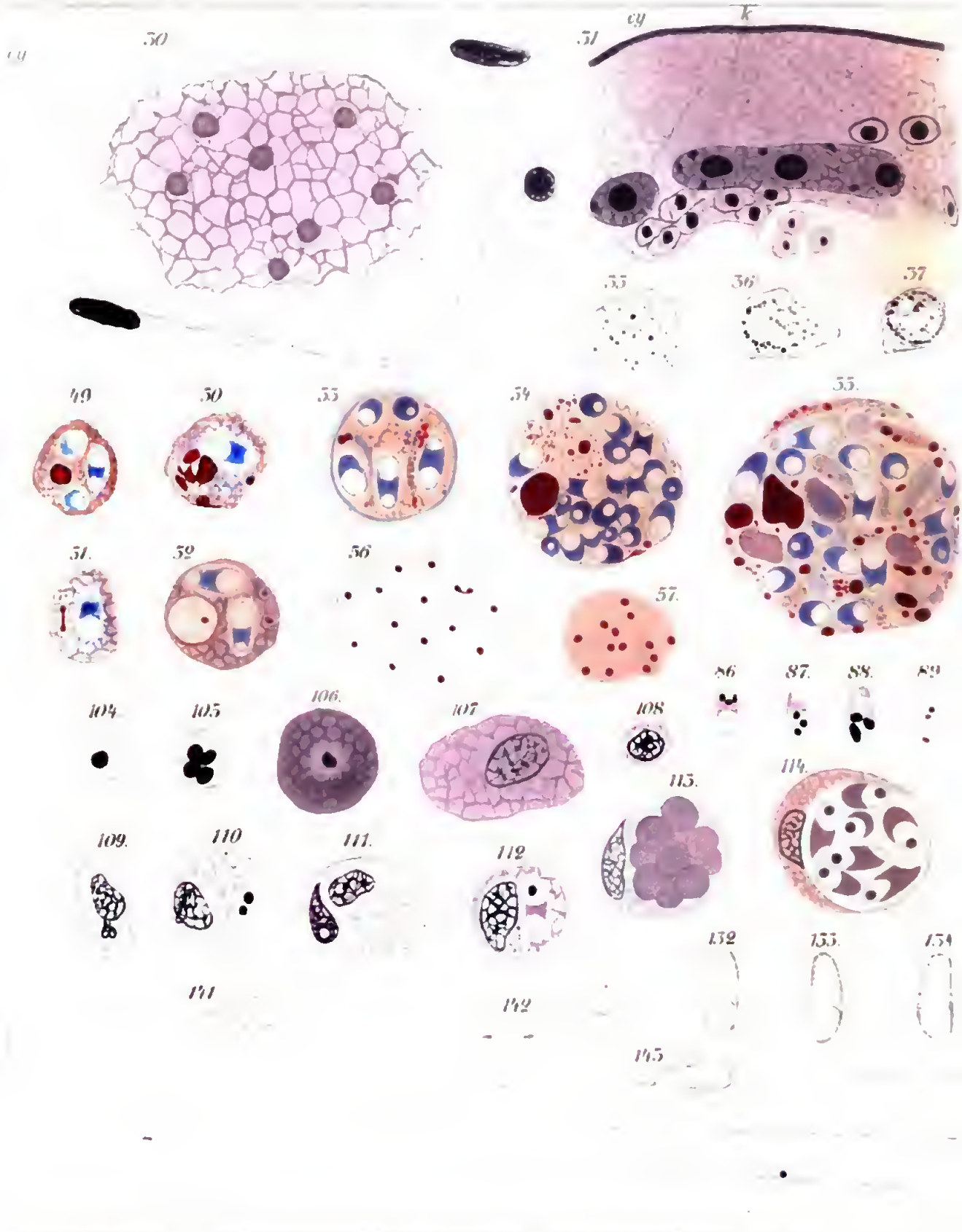


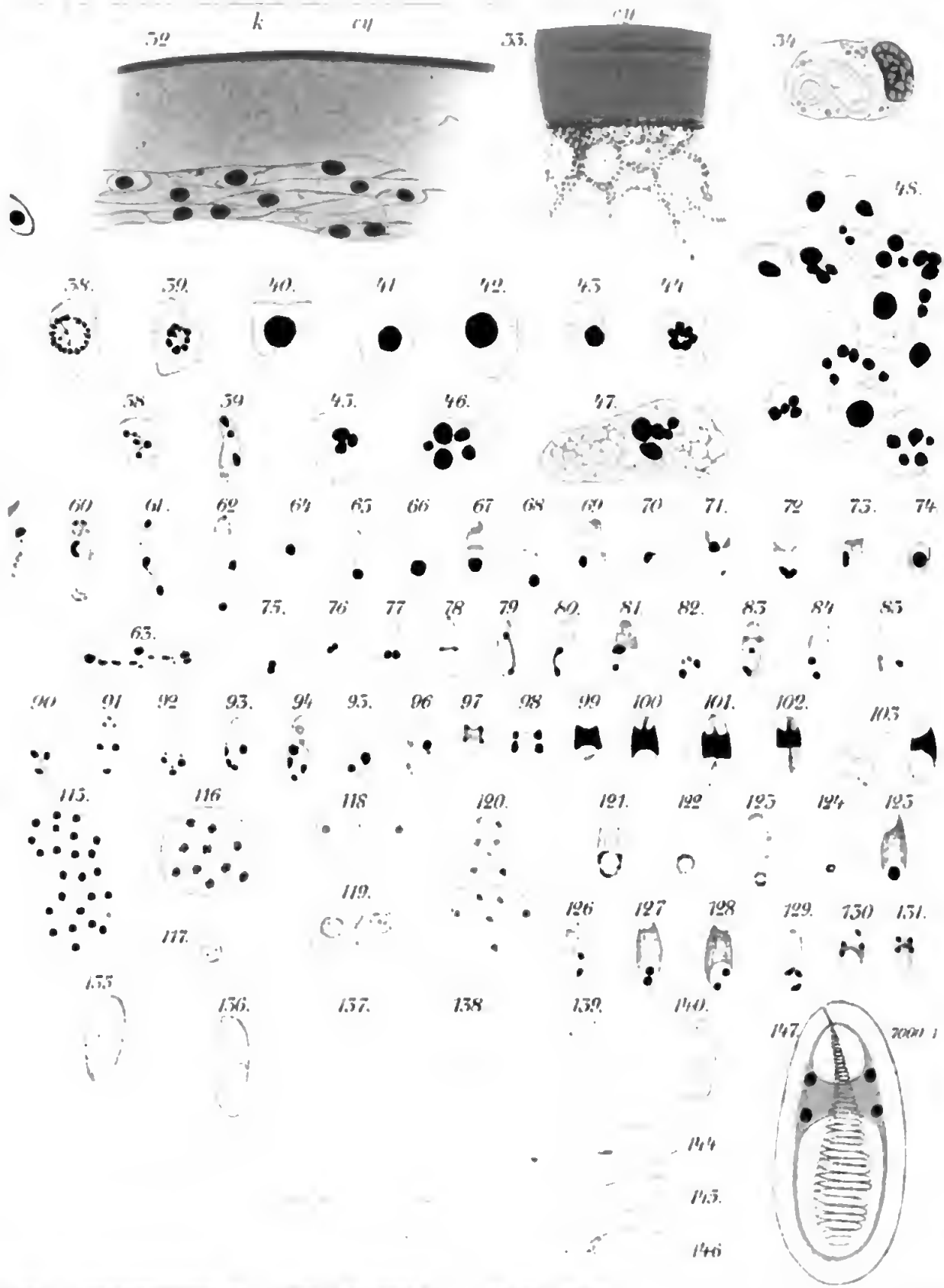
27.

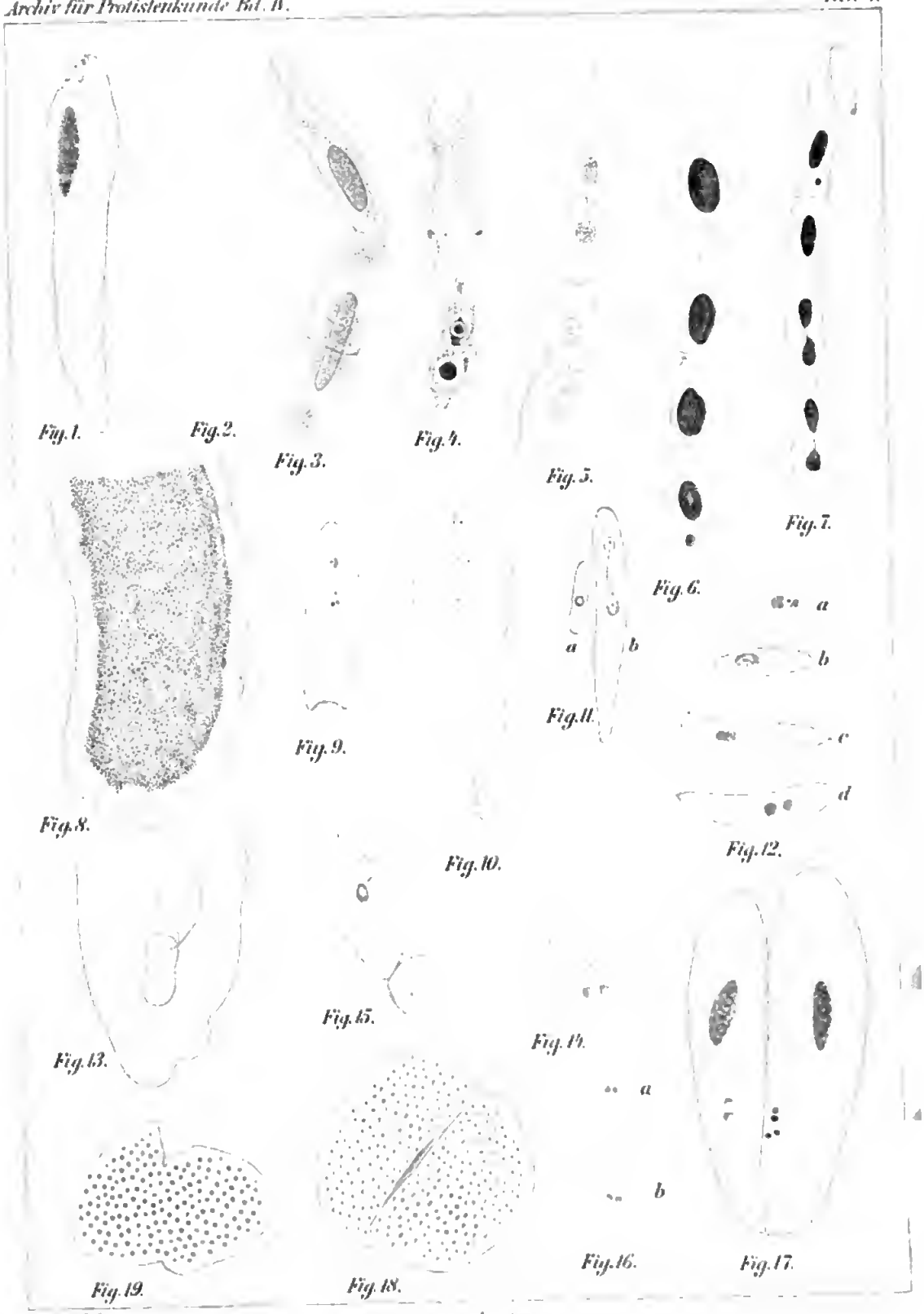


28.

29.

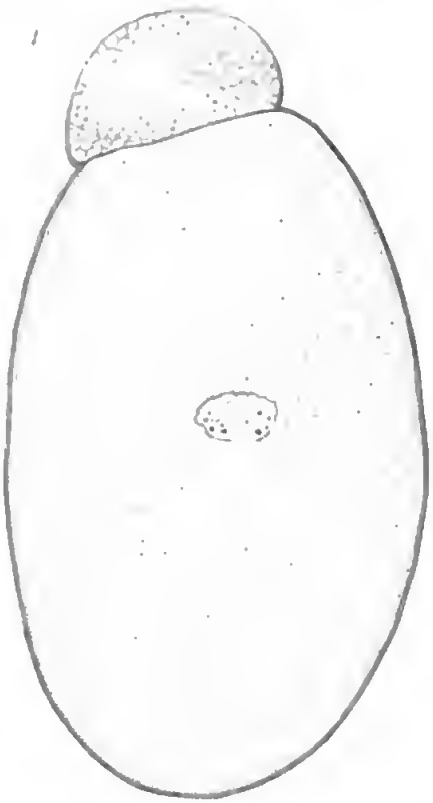

cy
50
cy
K
51
33
36
37
49
50
53
54
55.
51.
52
56
57.
86
87.
88.
89
104
105
106.
107
108
113.
114.
109.
110
111.
112
132
133.
134
111
142
143


32
k
cq
33.
cq
34
48.
38.
39.
40.
41
42.
43
44
38
39
43.
46.
47.
60
61.
62
64
65
66
67
68
69
70
71.
72
73.
74
63.
75.
76
77
78
79
80.
81
82.
83
84
85
90
91
92
93.
94
95.
96
97
98
99
100
101.
102.
103
115.
116
118
120.
121.
122
123
124
125
119.
117.
126
127
128
129.
130
131.
133
136.
137.
138
139.
140.
147.
144
145.
146



L. [illegible] del. Gustav Fischer

Digitized by Google


1

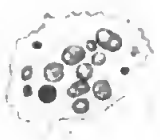
4

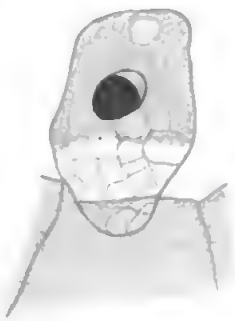
5

9

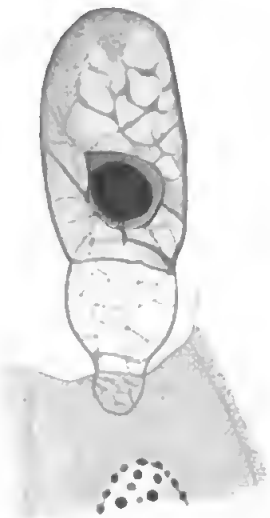
10

2


3


11

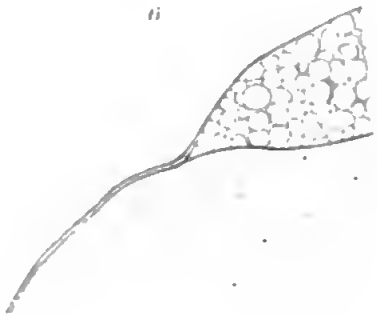
12


13

14

Digitized by Google

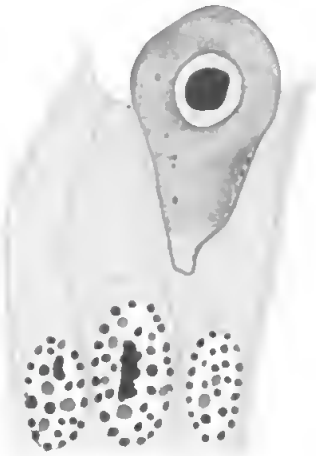
6



7

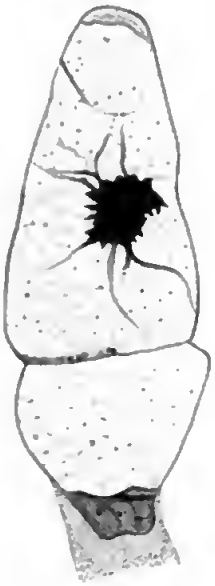
11

12



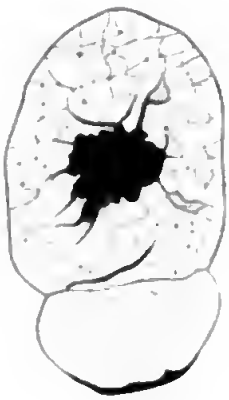
13

18



19

20



Digitized by Google

21
22
23
26
27
28
29
30
31

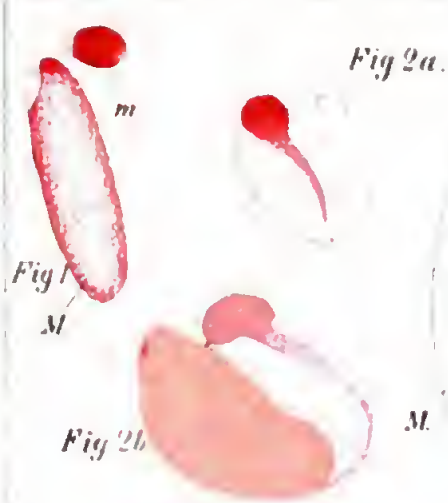


Fig 2a.

Fig 2b

Fig. 3.

Fig. 3a.

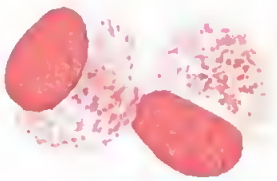


Fig. 7.

Fig 8.

Fig 9.

Fig 12.

Fig 13.

Fig 14

Digitized by Google

Fig. 4.

Fig. 5.

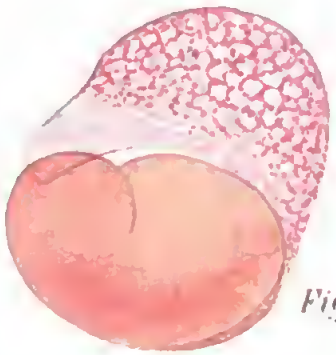
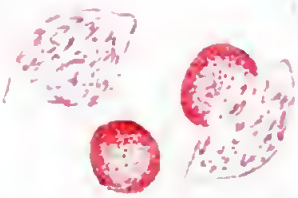


Fig. 6.

M.

m.



M.

m

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 17a.

m 1.

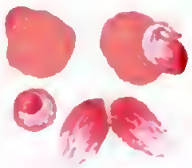
m 12

m 1.

m.11.

m 12

m.12.



m 11

m 2

m.12.

Fig. 15.

m.2

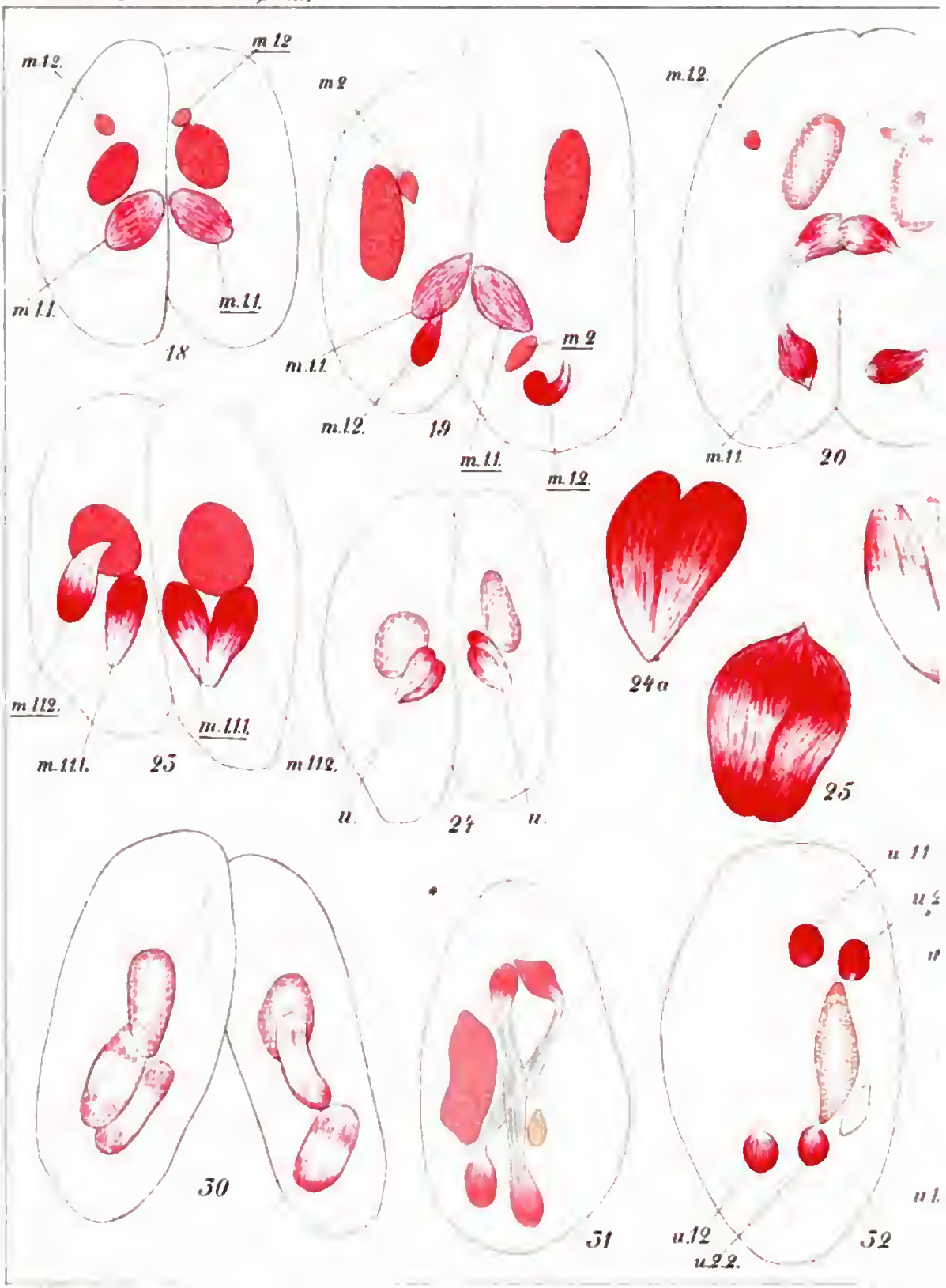
m 11.

Fig 16.

m.2.

m 11.

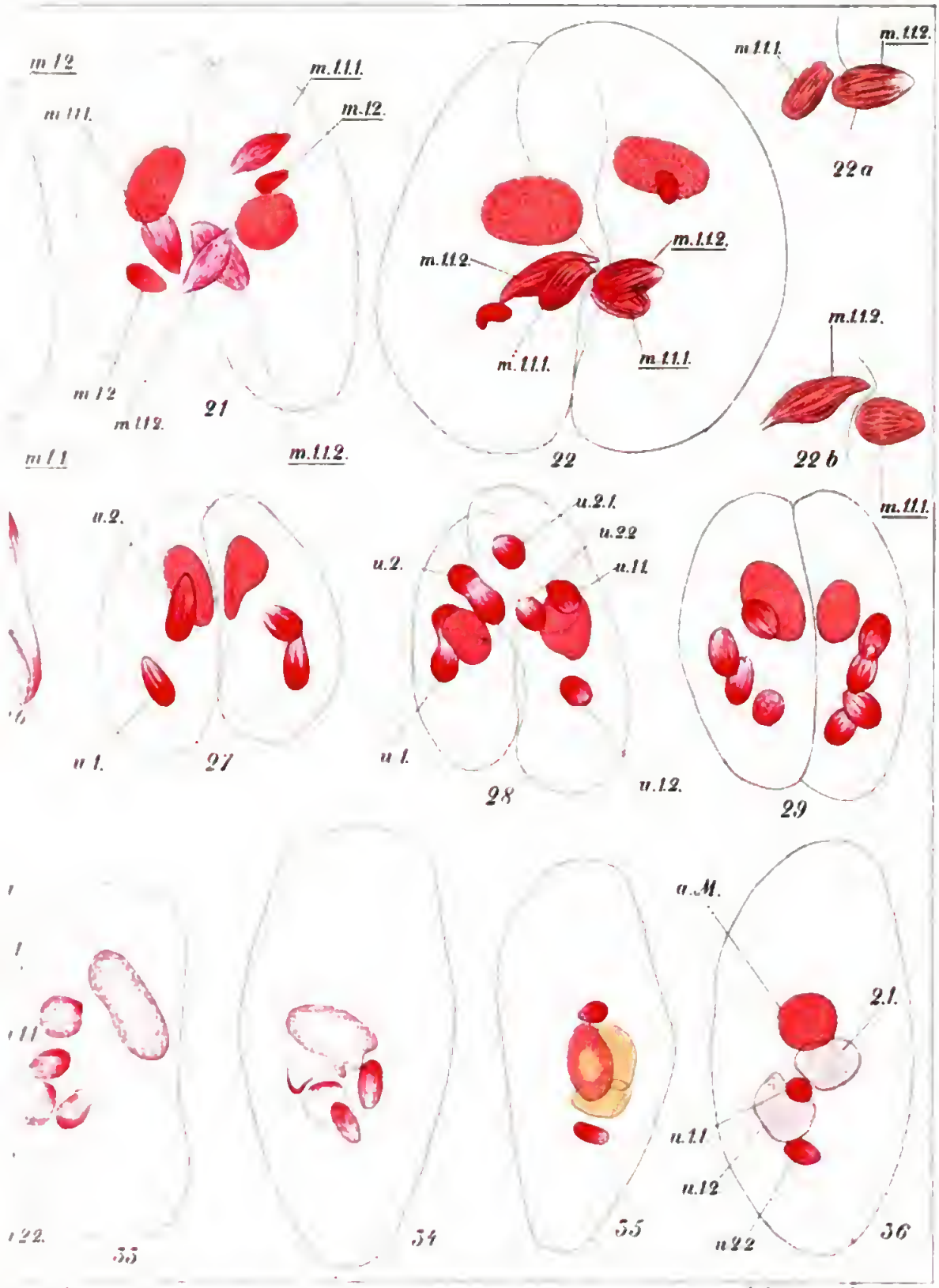
Fig 17.



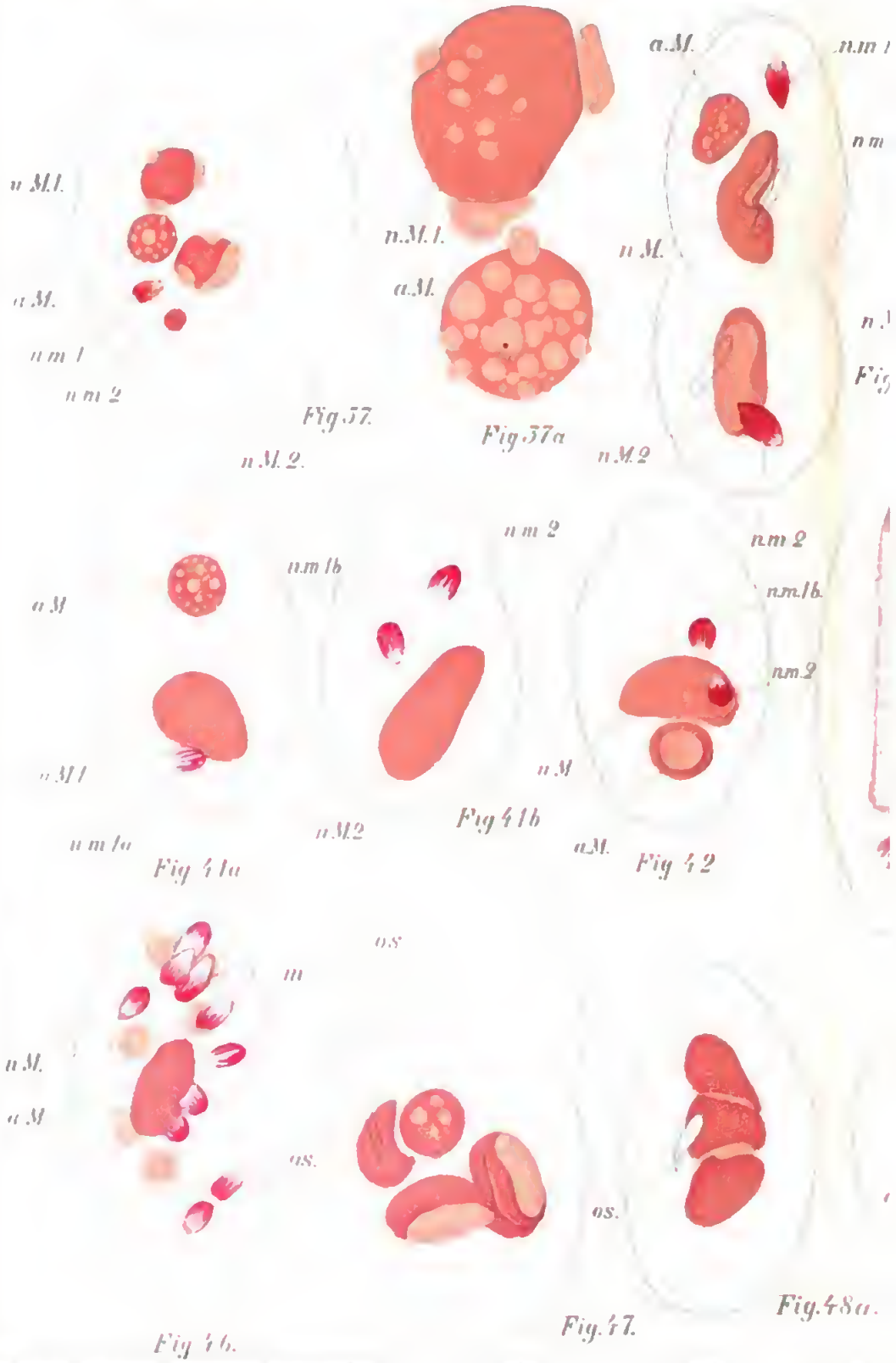
Clara Hartmann gez.

Ver. v. Gustav

Digitized by Google



Lith.Anst.v.M.Hunger, Jena



Gustav F

Digitized by Google

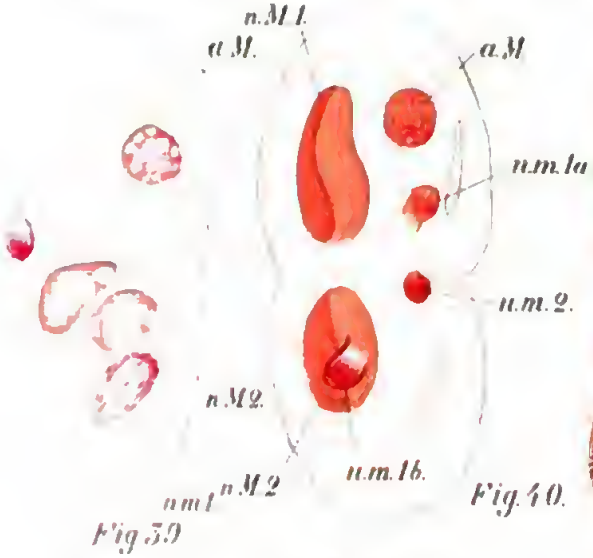


Fig. 39

Fig. 40.

Fig. 49

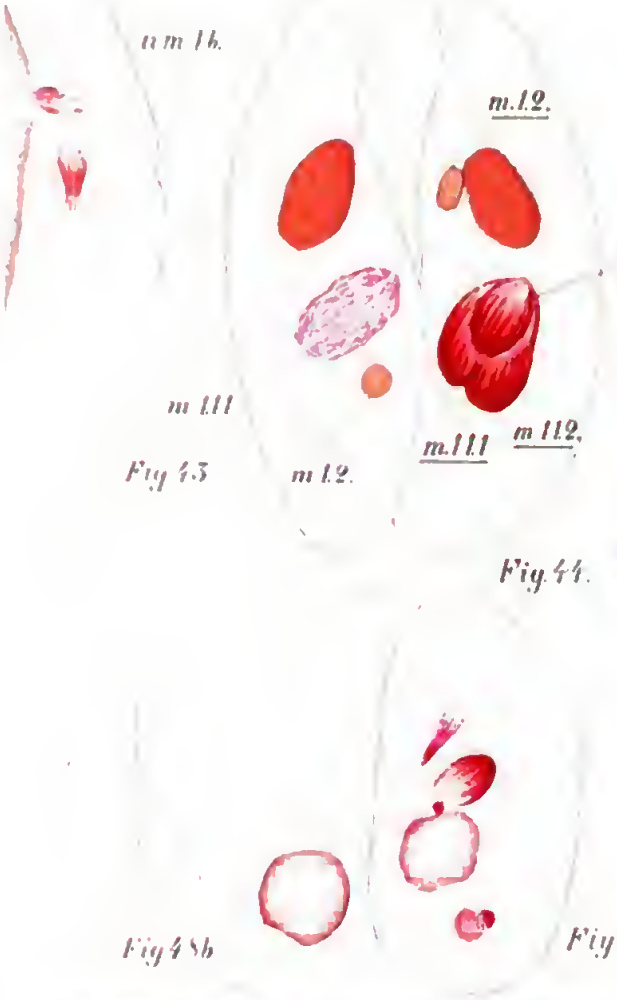


Fig. 43

Fig. 44.

Fig. 50.

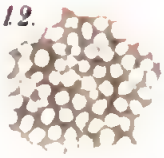


Fig. 51.

Fig. 52a.

Fig. 52b

Fig. 48b

Fig. 45.

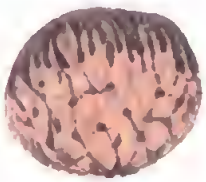
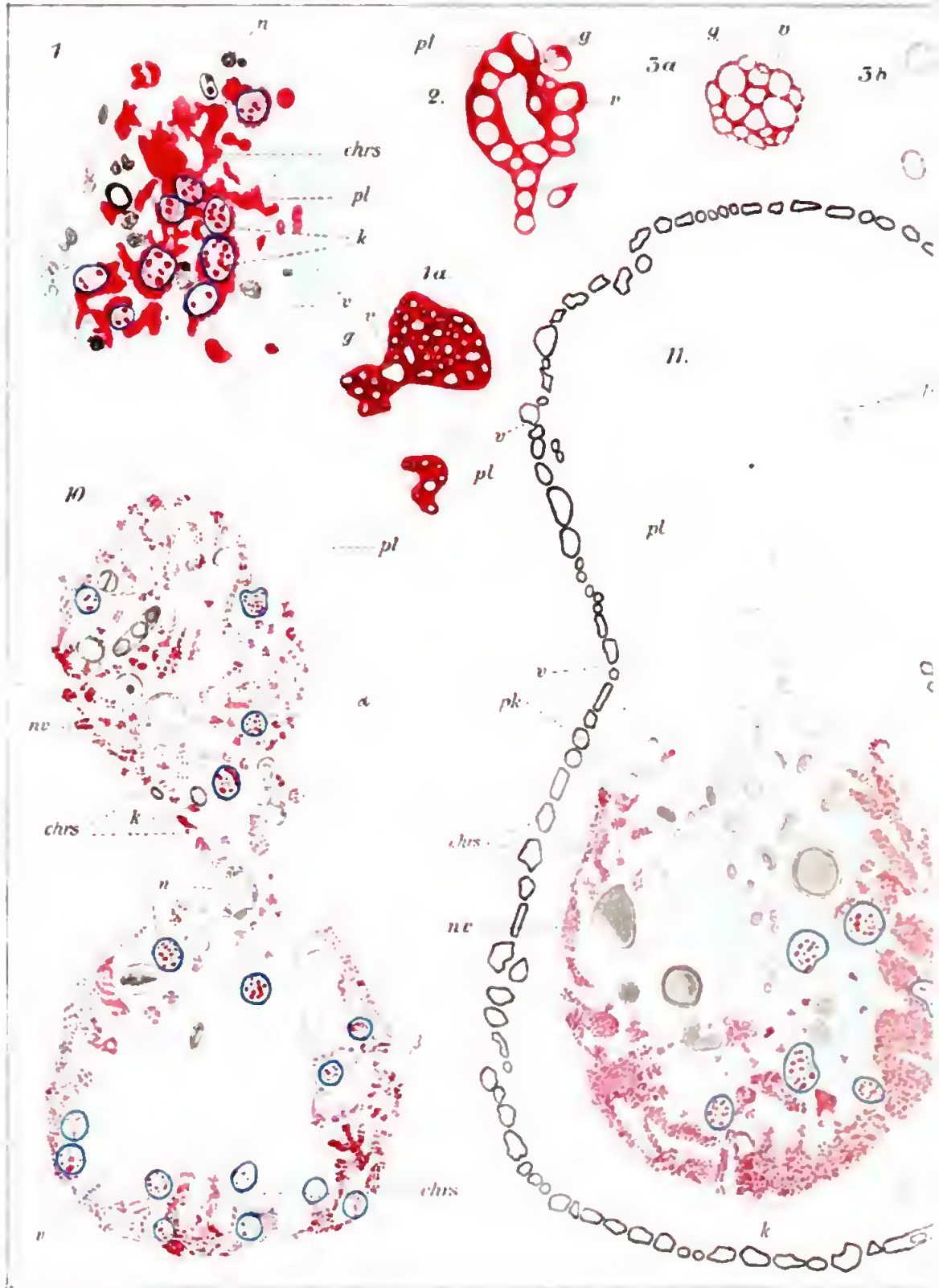
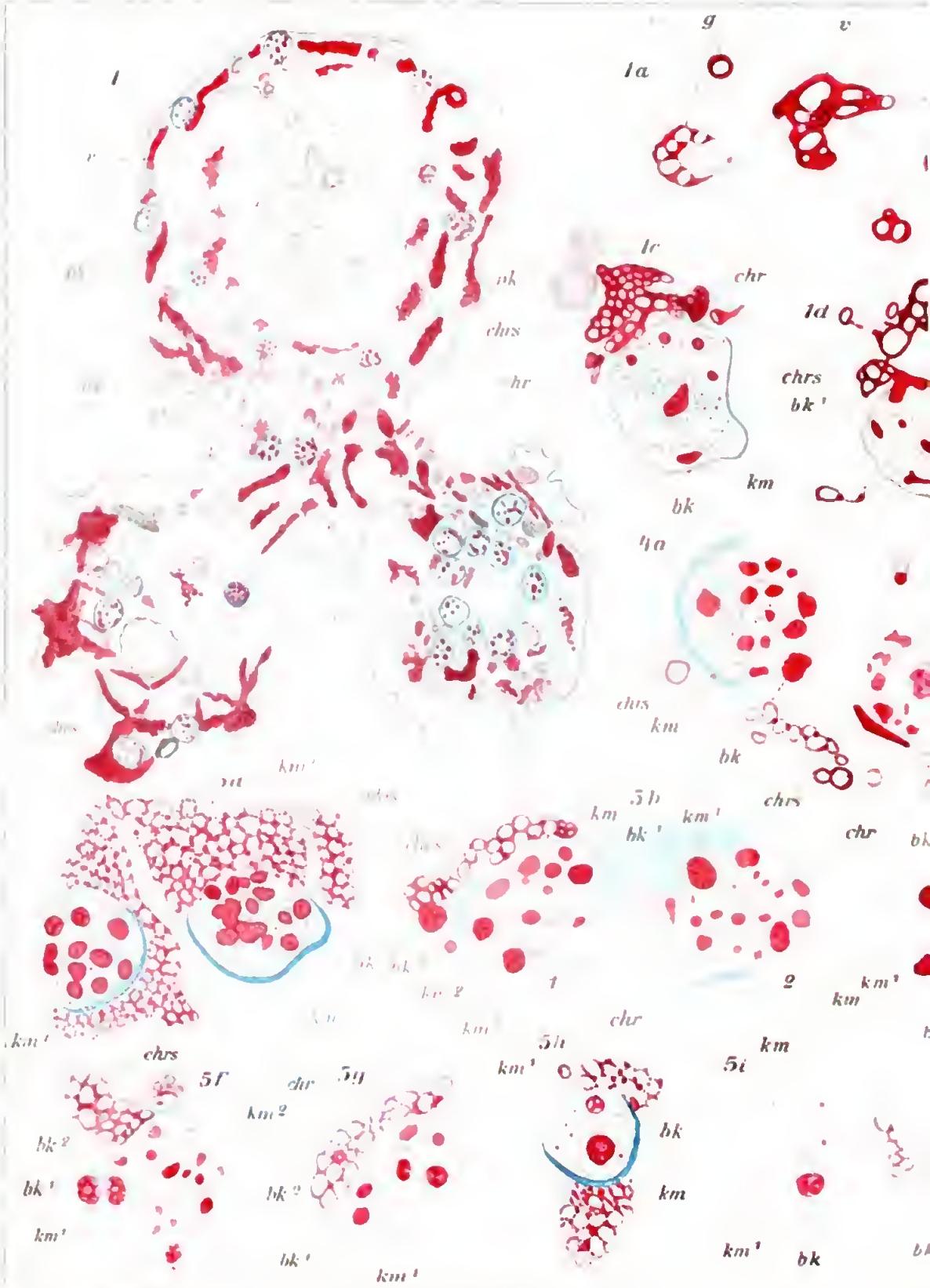


Fig. 52c.

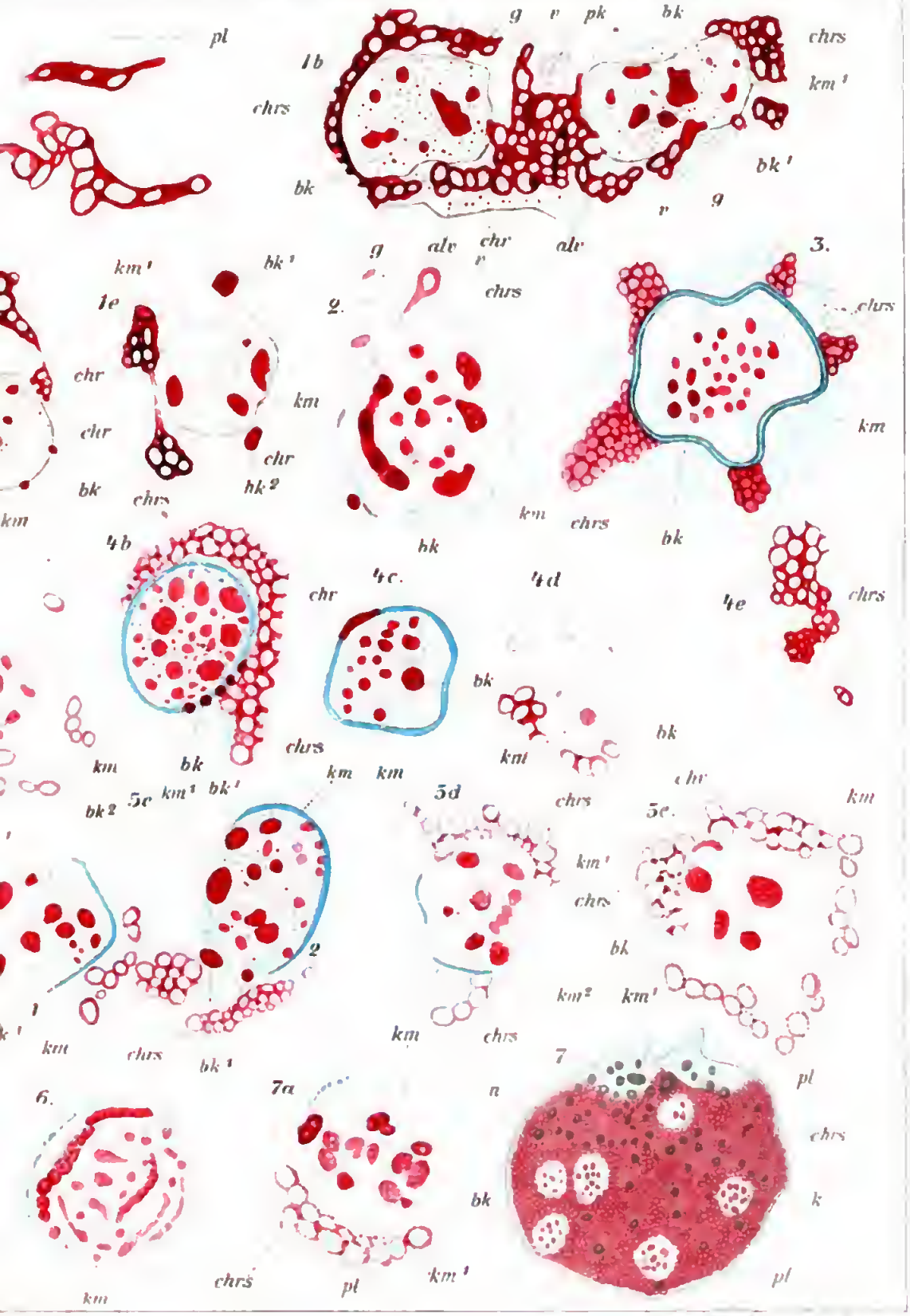


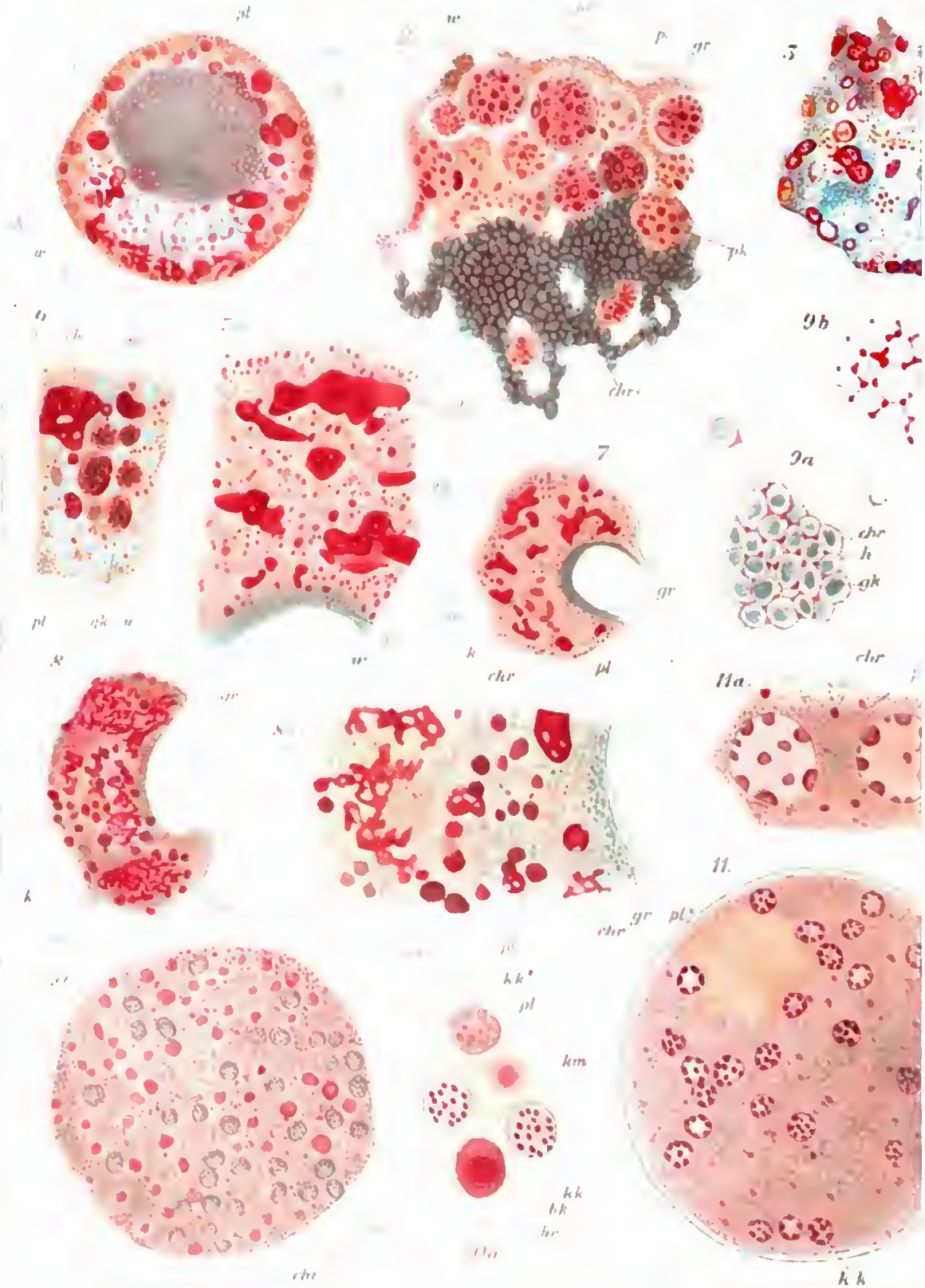
Digitized by Google

3c
3d.
7.
5.
6a
6b
6c
8
12.
9a
9b.
9c.
9d
9e
bk
m
kg
pl
chrs
k
nk
f
nv
sp

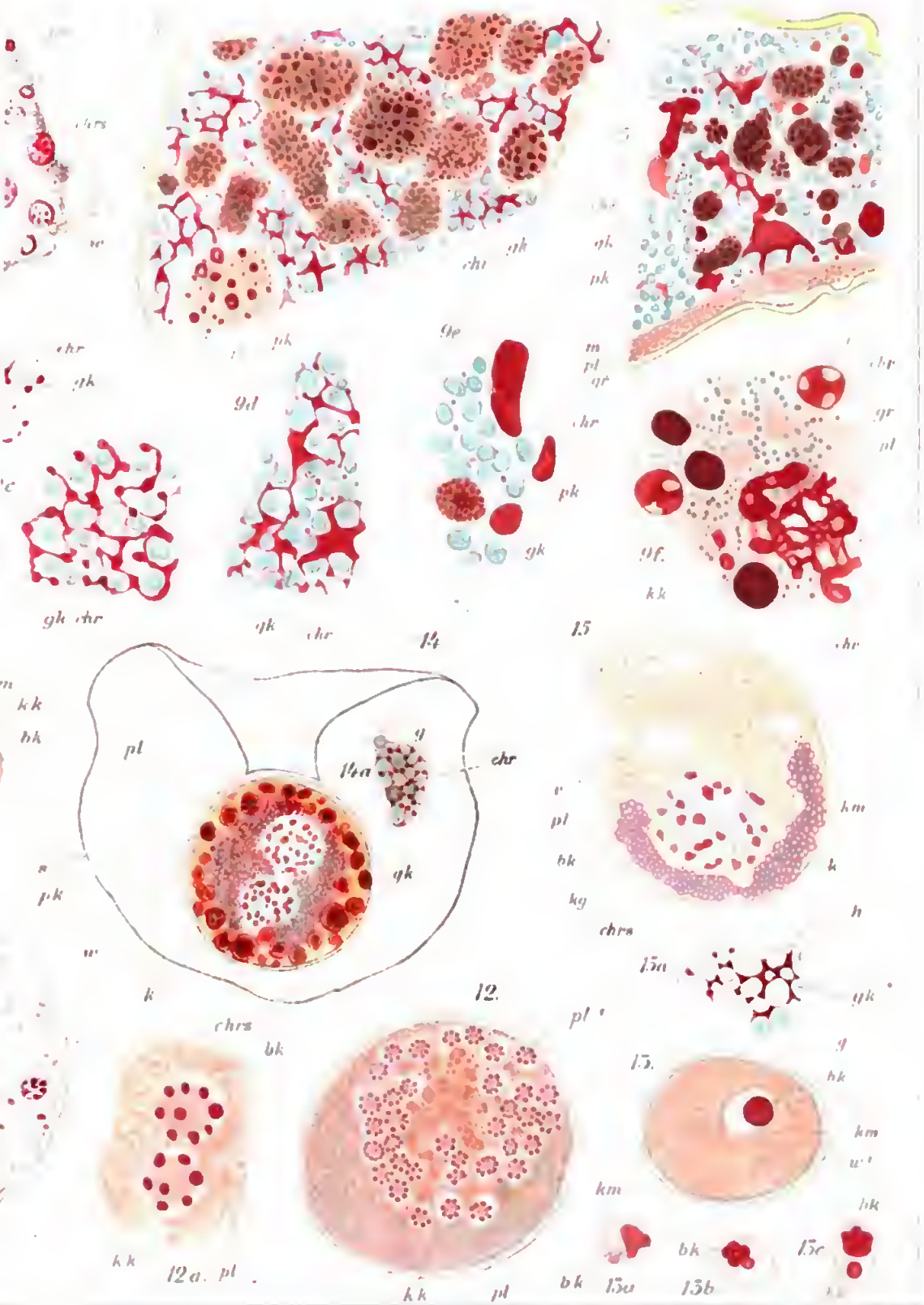


Digitized by Google


pl
1b
chrs
bk
g
v
pk
bk
chrs
km¹
bk¹
v
g
km¹
bk¹
1e
chr
chr
bk
chrs
km
chr
bk²
km
g
alv
chr
v
alv
2.
chrs
3.
chrs
km
km
chrs
bk
4b
chr
4c.
4d
4e
chrs
bk
bk
km
bk
chrs
km
km
bk²
5c
km¹
bk¹
5d
chrs
chr
5e.
km
km¹
chrs
bk
km²
km¹
km
chrs
bk¹
2
1
km
chrs
6.
7a
n
7
pl
chrs
bk
k
pl
km
chrs
pl
km¹

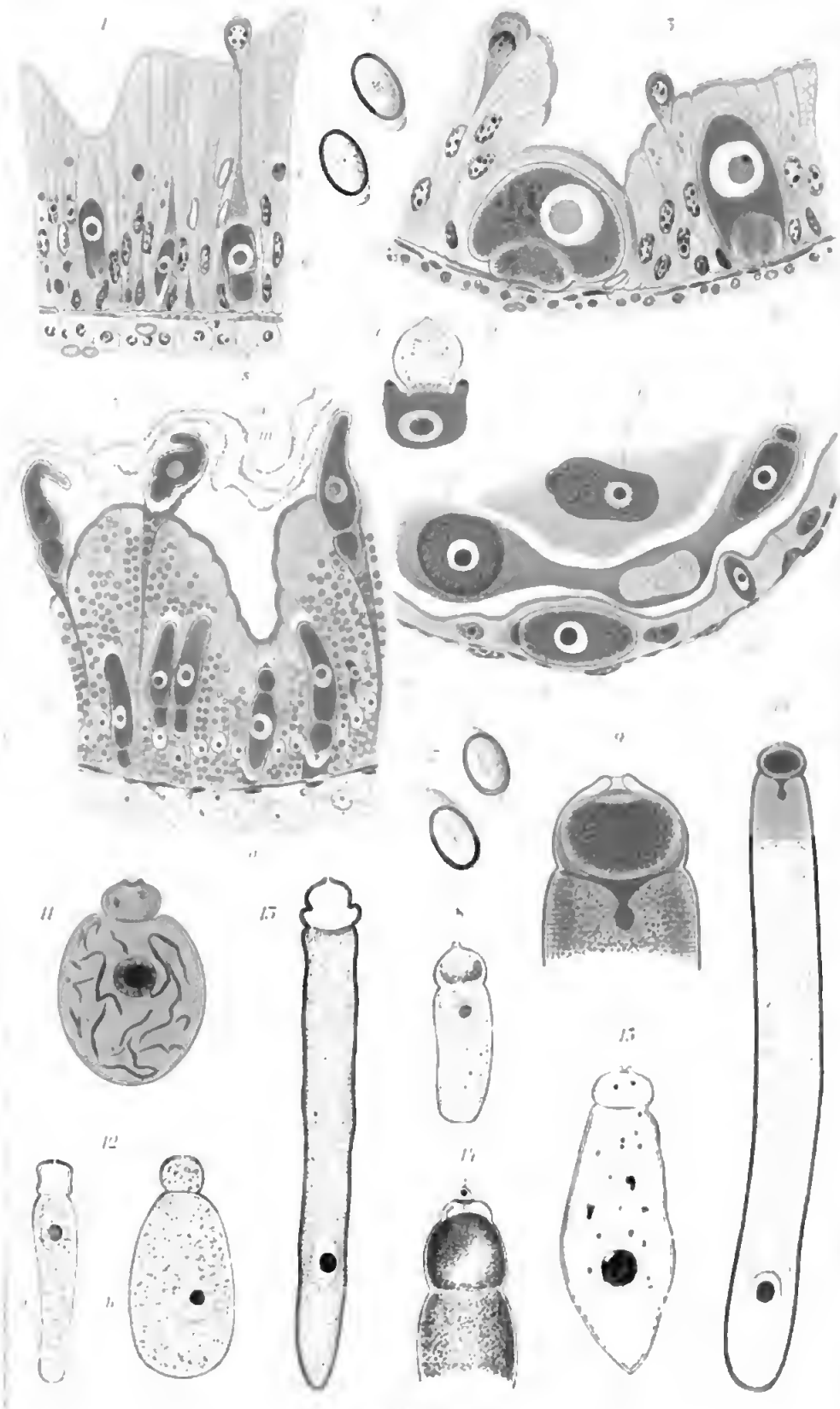


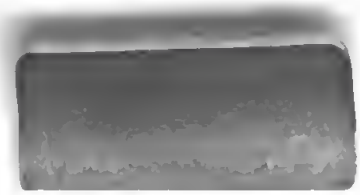
Digitized by Google



Digitized by Google

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27





Digitized by Google